QK1
.B9221
1990
V.12

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B

ADANSONIA

Botanique

Phytochimie

Tome **12** — 1990

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 PARIS

MISSOURI BOTANICAL
JUL 15 1991
GARDEN LIBRARY


SHOUT
SHARE
IT

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **12**, 1990

SECTION B, ADANSONIA

SOMMAIRE

BARABÉ, D. — Voir CUERRIER, A.

BERGSTROM, G. — Voir THIEN, L. B.

BOS, J. J. — Novitates gabonenses 4. Another new species of *Impatiens* (*Balsaminaceae*) from Gabon .... nos 3-4 : 239-242

BOSSER, J. — Les sous-espèces de *Grevea madagascariensis* Baillon (*Montiniaceae*) à Madagascar et en Afrique .... no 2 : 109-112

BRETELER, F. J. — Novitates gabonenses 5. The identity of *Lingelsheimia longipedicellata* J. Léonard (*Euphorbiaceae*) from Gabon .... nos 3-4 : 293-295

BROUILLET, L. — Voir CUERRIER, A.

CHEEK, M. — Voir LEROY, J.-F.

CUERRIER, A., BROUILLET, L. & BARABÉ, D. — Micromorphologie foliaire des *Begoniaceae* .... nos 3-4 : 297-335

CUERRIER, A., BROUILLET, L. & BARABÉ, D. — Analyse taxonumérique des caractères foliaires des *Begoniaceae* .... nos 3-4 : 337-353

DORR, L. J. — An expansion and revision of the Malagasy genus *Humbertiella* (*Malvaceae*) .... no 1 : 7-27

FLORENCE, J. — Sertum polynesicum IV. Deux espèces nouvelles de *Melicope* J. R. & G. Forster (*Rutaceae*) de l'île de Nukuhiva (Marquises, Polynésie Française) .... no 1 : 29-35

FRIEDMANN, F. — Une espèce nouvelle de *Psychotria* (*Rubiaceae*) des Seychelles. no 1 : 65-67

FRIEDMANN, F. — Note sur la position systématique du genre *Trichosandra* Decne. (*Asclepiadaceae*) .... no 2 : 131-138

GOLDBLATT, P. & MANNING, J. C. — The Madagascan *Geissorhiza ambongensis* transferred to *Crocosmia* (*Iridaceae-Ixioideae*) .... no 1 : 59-64

HALLÉ, N. — Additions aux *Orchidaceae* du Vanuatu .... no 2 : 199-203

HANSEN, C. — New species and combinations in *Allomorphia, Phyllagathis*, and *Sporoxeia* (*Melastomataceae*) in Indo-China .... no 1 : 37-41

HOOGLAND, R. D. — Voir REVEAL, J. L.

JAFFRÉ, T. & VEILLON, J.-M. — Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie .... nos 3-4 : 243-273

JONGKIND, C. C. H. — Novitates gabonenses 6. Some critical observations on *Combretum* versus *Quisqualis* (*Combretaceae*) and description of two new species of *Combretum* .... nos 3-4 : 275-280

LEBRUN, J.-P., STORK, A. L. & WÜEST, J. — Un *Justicia* (*Acanthaceae*) nouveau du Tchad .... nos 3-4 : 233-237

LEROY, J.-F. & CHEEK, M. — Une espèce nouvelle de *Malleastrum* (*Meliaceae*) de Madagascar. .... no 2 : 187-190

Leroy, J.-F., Lobreau-Callen, D. & Lescot, M. — Les *Ptaeroxylaceae* : espèces nouvelles du genre malgache *Cedrelopsis* et palynologie de la famille............ n° 1 : 43-57

Lescot, M. — Voir Leroy, J.-F.

Le Thomas, A. — Voir Schatz, G. E.

Lobreau-Callen, D. — Voir Leroy, J.-F.

Manning, J. C. — Voir Goldblatt, P.

McPherson, G. — Voir Thien, L. B.

Morat, Ph. — Une nouvelle espèce malgache du genre *Stapelianthus* Choux (*Asclepiadaceae-Stapelieae*).. n° 1 : 3-6

Pedersen, T. M. — Studies in South American *Amaranthaceae* III (including one amphi-Atlantic species) .... n° 1 : 69-97

Pellmyr, O. — Voir Thien, L. B.

Plouvier, V. — Alditols et cyclidols : répartition et taxonomie chez les plantes supérieures. Les recherches publiées depuis 1962 .... n° 2 : 209-223

Reveal, J. L. & Hoogland, R. D. — Validation of five family names in the *Magnoliophyta* .... n° 2 : 205-208

Schatz, G. E. & Le Thomas, A. — The genus *Polyalthia* Blume (*Annonaceae*) in Madagascar. .... n° 2 : 113-130

Schmelzer, G. H. — Aubergines (*Solanum spp.*) des environs de Taï (Côte d'Ivoire)............ .... nos 3-4 : 281-292

Stork, A. L. — Voir Lebrun, J.-P.

Thien, L. B., Pellmyr, O., Yatsu, L. Y., Bergstrom, G. & McPherson, G. — Polysaccharide food-bodies as pollinator rewards in *Exospermum stipitatum* and other *Winteraceae*....... .... n° 2 : 191-197

Veillon, J.-M. — Voir Jaffré, T.

Villiers, J.-F. — Nouvelles espèces de *Mimosa* L. (*Leguminosae-Mimosoideae*) à Madagascar. .... nos 3-4 : 227-232

White, F. — *Ptaeroxylon obliquum* (*Ptaeroxylaceae*), some other disjuncts, and the Quaternary history of African vegetation.................................. n° 2 : 139-185

Wüest, J. — Voir Lebrun, J.-P.

Yatsu, L. Y. — Voir Thien, L. B.

Revue Bibliographique.. n° 1 : 99-105.

Dates de diffusion de la section B, 12, 1990 :

1er trimestre : 2 août 1990
2e trimestre : 24 novembre 1990
3e-4e trimestres : 22 mars 1991

ISSN 0240-8937

QK1
.B9221

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 12 1990 N° 1

Janvier-Mars 1990

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 40.79.33.53. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximal des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.33.53.

— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.

— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'Année 1989 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1 600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **12**, 1990, section B, *ADANSONIA*, n° 1.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

MORAT, Ph. — Une nouvelle espèce malgache du genre *Stapelianthus* Choux (*Asclepiadaceae-Stapelieae*) 3

A new species of Stapelianthus Choux (Asclepiadaceae-Stapelieae) from Madagascar.

DORR, L. J. — An expansion and revision of the Malagasy genus *Humbertiella* (*Malvaceae*) 7

Extension et révision du genre malgache Humbertiella ((Malvaceae).

FLORENCE, J. — Sertum polynesicum IV. Deux espèces nouvelles de *Melicope* J. R. & G. Forster (*Rutaceae*) de l'île de Nukuhiva (Marquises, Polynésie Française). 29

Sertum polynesicum IV. Two new species of Melicope J. R. & G. Forster from Nukuhiva Island (Marquesas, French Polynesia).

HANSEN, C. — New species and combinations in *Allomorphia, Phyllagathis*, and *Sporoxeia* (*Melastomataceae*) in Indo-China 37

Nouvelles espèces et combinaisons dans les genres Allomorphia, Phyllagathis et Sporoxeia (Melastomataceae) d'Indochine.

LEROY, J.-F., LOBREAU-CALLEN, D. & LESCOT, M. — Les *Ptaeroxylaceae* : espèces nouvelles du genre malgache *Cedrelopsis* et palynologie de la famille 43

The Ptaeroxylaceae : new species of the Malagasy genus Cedrelopsis and palynology of the family.

GOLDBLATT, P. & MANNING, J. C. — The Madagascan *Geissorhiza ambongensis* transferred to *Crocosmia* (*Iridaceae-Ixioideae*) 59

Transfert de l'espèce malgache Geissorhiza ambongensis dans le genre Crocosmia (Iridaceae-Ixioideae).

FRIEDMANN, F. — Une espèce nouvelle de *Psychotria* (*Rubiaceae*) des Seychelles. 65

A new species of Psychotria (Rubiaceae) from the Seychelles.

MISSOURI BOTANICAL
NOV 02 1990
GARDEN LIBRARY

PEDERSEN, T. M. — Studies in South American *Amaranthaceae* III (including one amphi-Atlantic species) 69

Etude des Amaranthaceae de l'Amérique du Sud III (y compris une espèce amphi-atlantique).

Revue bibliographique 99

Reviews.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 3-6.

Une nouvelle espèce malgache du genre *Stapelianthus* Choux (*Asclepiadaceae-Stapelieae*)

Ph. Morat

Résumé : Description d'une nouvelle espèce malgache endémique appartenant au genre *Stapelianthus*.

Summary : Description of a new endemic species of *Stapelianthus* from Madagascar.

Philippe Morat, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Depuis 1932, date de la première description à Madagascar de *Stapeliopsis madagascariensis* Choux [1], le nombre de Stapéliées malgaches n'a cessé de croître.

Le taxon décrit ici et découvert en 1972 à l'occasion d'une mission dans la région d'Itampolo (Sud-Ouest) est la neuvième espèce malgache du genre *Stapelianthus*, le seul représentant cette tribu à Madagascar.

Stapelianthus calcarophilus Morat, *sp. nov.*

A S. arenario *differt floribus minoribus (sepalis 2 mm longis), petalis post aperturionem alabastri basin versus valde recurvatis, forma et ornamentatione corollae cinereo-luteae facie inferiori regulariter maculis parvis purpureis instructae, corona externa breviori et magis profunde bifida.*

Plante succulente, rupestre, formant des petits peuplements sur éboulis calcaires au pied des buissons du fourré xérophile. Tiges charnues rampantes jusqu'à 10 cm de longueur et 10 mm de diamètre, ridées de couleur brun grisâtre, marbrées de taches plus foncées ou rougeâtres, à 4 côtes ; côtes munies de protubérances situées en opposition avec celles de la côte opposée et en alternance avec celles des côtes latérales, chacune d'elle prolongée par une courte soie rétrorse.

Inflorescence de 1-2 fleurs naissant à l'aisselle d'une protubérance, pédicelle des fleurs de 9-10 mm de longueur ; calice verdâtre légèrement charnu, glabre à 5 sépales soudés à la base, triangulaires aigus de 2 mm de longueur sur 1,5 mm de largeur à la base. Corolle jaune sale en cupule aplatie, lisse et régulière parsemée de petites taches pourpres sur la face externe, densément papilleuse et couverte de taches plus grandes de même couleur et groupées dans la partie médiane sur la face interne ; pétales soudés à la base et libres sur 5 mm de longueur avec

1. Devenu depuis *Stapelianthus madagascariensis* (Choux) Choux.

leur extrémité fortement incurvée vers le bas dès l'ouverture du bouton floral ; couronne double violacée ; couronne externe obliquement dressée à 5 lobes de 2,2 mm de longueur, bifides presque depuis la base ; couronne interne à 5 lobes linéaires de 1 mm de longueur plaqués sur le reste du gynostège, soudés à la couronne externe ; stigmate pentagonal de 2 mm de diamètre creusé de 5 dépressions occupées par les anthères. Pollinies jaunes en disques renflés, semi-circulaires, munies sur toute la longueur de leur bord rectiligne d'une ornementation en forme de sillon ; rétinacle marron, rigide, profondément bidenté.

Fruit et graines inconnus.

TYPE : *Morat 3973*, fourré xérophile sur éboulis calcaire, Itampolo, 12.4.1972, fl. (holo-, P, *in spiritu conservatur*).

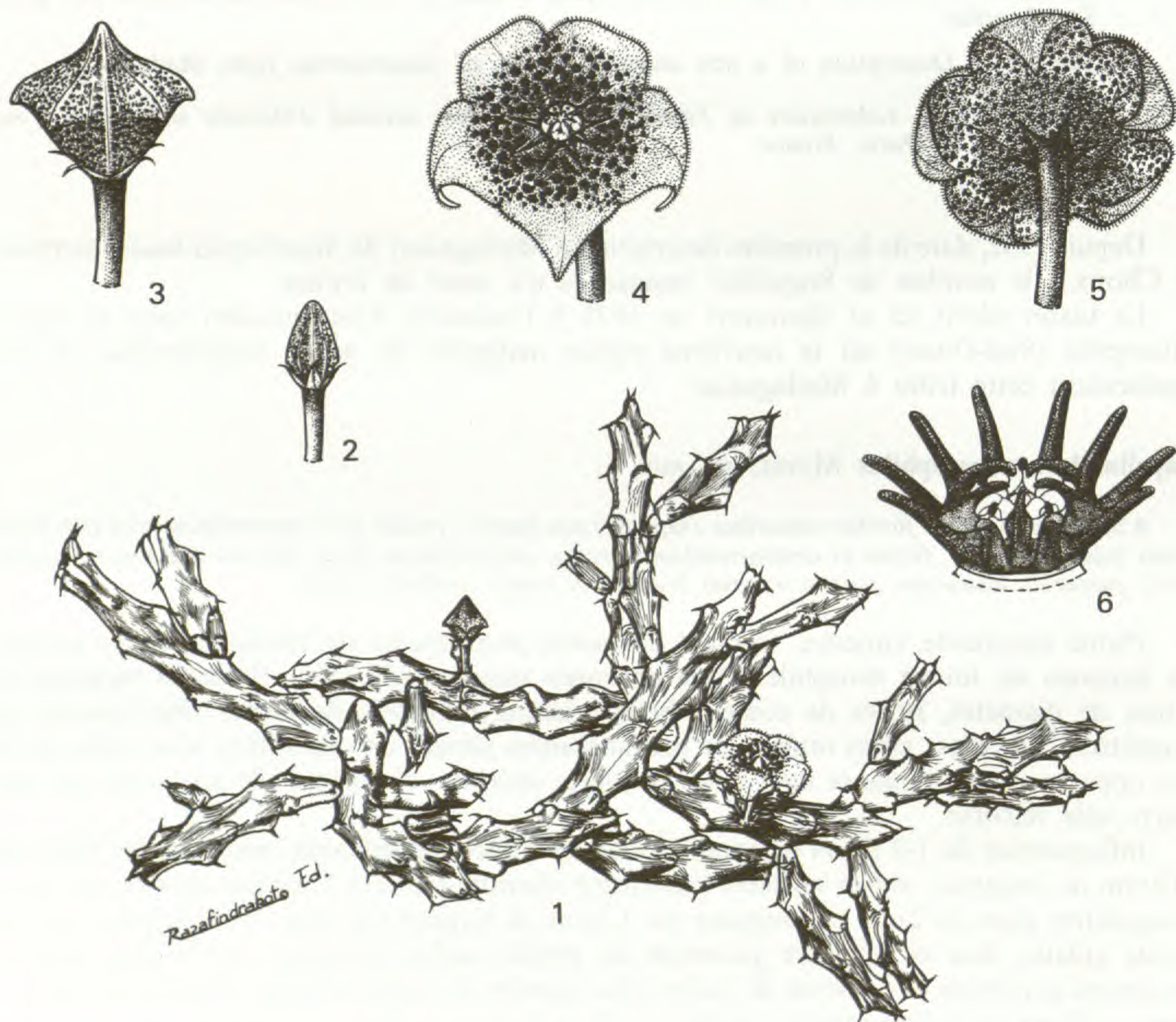


Fig. 1. — **Stapelianthus calcarophilus** Morat : **1**, port × 1 ; **2**, **3**, bouton floral jeune et avant ouverture × 2 ; **4**, fleur, vue interne × 2 ; **5**, fleur, vue externe × 2 ; **6**, couronne et gynostège × 5,5.



Fig. 2. — **Stapelianthus arenarius** Bosser & Morat (*à gauche*); **S. calcarophilus** Morat (*à droite*).

Cette espèce n'est connue que par son type. Assez proche de *S. arenarius* Bosser & Morat, elle s'en distingue facilement par :

— l'appareil végétatif plus chétif, toujours ridé et de couleur brune quelles que soient la saison et l'exposition;

— ses fleurs de taille plus réduite (sépale de 2 mm de longueur et pétale de 10 mm de longueur au lieu de respectivement 3,5-4 mm et 13 mm pour *S. arenarius*);

— sa corolle jaune sale avec les extrémités des pétales toujours très récurvées vers le bas et cela dès l'ouverture du bouton floral, donnant à la fleur son aspect caractérisrique;

— sa couronne extérieure plus courte (2 mm) et plus profondément bifide.

De plus, elle croît sur éboulis calcaire au lieu des sables roux.

Comme la plupart des autres espèces malgaches du genre, *S. calcarophilus* est une microendémique. Sa seule station connue est située dans la partie la plus sèche de Madagascar et se confond avec le fourré xérophile à Euphorbes et Didiéréacées.

BIBLIOGRAPHIE

Boiteau, P., 1941. — Plantes nouvelles de Madagascar. Asclépiadacée, *Stapelia montagnacii* nov. sp. *Bull. Acad. Malg.* 24 : 83.

Boiteau, P. & Bertrand, G., 1950. — *Stapelianthus montagnacii* comb. nov. *Cactus* 26 : 116.

Bosser, J. & Morat, Ph., 1971. — Sur deux Asclépiadacées nouvelles du Sud de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 11 (2) : 347-352.

Choux, P., 1931. — *Stapeliopsis madagascariensis* n. sp., Céropégiée cactiforme de Madagascar. *C. R. Acad. Sc.* 193 (26) : 1444-1446.

Choux, P., 1932. — Deux Asclépiadacées cactiformes de Madagascar. *Ann. Mus. Col. Marseille*, sér. 4, 10 (2) : 5-15.

Choux, P., 1934. — Une nouvelle Asclépiadacée cactiforme malgache. *Ann. Mus. Col. Marseille*, sér. 5, 2 (3) : 5-22.

Descoings, B., 1957. — Deux nouvelles Asclépiadacées succulentes de Madagascar. *Nat. Malg.* 9 (2) : 179-187.

Lavranos, J. J. & Hardy, D. S., 1961. — A new name for a Stapeliad from Madagascar. *Journ. of South Afri. Bot. Soc.* 27 (4) : 237-239.

Rauh, W., 1963. — Bemerkenswerte Sukkulente aus Madagaskar 13. Die Gattung *Stapelianthus* Choux, Kakteen und andere Sukkulenten 14 (7) : 127-129 ; 14 (8) : 145-148 ; 14 (9) : 172-173 ; 14 (10) : 182-184.

White, A. & Sloane, B. L., 1937. — *The Stapeliae*. Pasadena, 3 vol.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 7-27.

An expansion and revision of the Malagasy genus *Humbertiella* (*Malvaceae*)

L. J. Dorr

Summary : The genus *Humbertiella* (*Malvaceae*), endemic to Madagascar, is expanded and revised, and the genus *Neohumbertiella* is placed in synonymy. Although *Humbertiella* often is placed in the *Bombacaceae*, it should be placed in the *Malvaceae*. Six species, including one new species (*H. tormeyi* Dorr, *sp. nov.*) and one new variety (*H. decaryi* (Hochr.) Dorr var. *sakarahensis* Dorr, *var. nov.*), are recognized. Three new combinations are made : *H. decaryi* (Hochr.) Dorr, *comb. nov.*; *H. sakamaliensis* (Hochr.) Dorr, *comb. nov.*; and *H. foliosa* (Hochr. & Humbert) Dorr, *comb. nov.* Also, the genus is divided into two sections : *H.* sect. *Humbertiella* and *H.* sect. *Verecunda* Dorr, *sect. nov.*

Résumé : Le genre *Humbertiella* (*Malvaceae*), endémique de Madagascar, est élargi et révisé, et le genre *Neohumbertiella* mis en synonymie. Bien que *Humbertiella* soit souvent placé dans les *Bombacaceae*, il doit être classé parmi les *Malvaceae*. Six espèces, dont une nouvelle (*H. tormeyi* Dorr, *sp. nov.*) et une variété nouvelle (*H. decaryi* (Hochr.) Dorr var. *sakarahensis* Dorr, *var. nov.*), sont reconnues. Trois nouvelles combinaisons sont établies : *H. decaryi* (Hochr.) Dorr, *comb. nov.*; *H. sakamaliensis* (Hochr.) Dorr, *comb. nov.*; et *H. foliosa* (Hochr. & Humbert) Dorr, *comb. nov.* Le genre est divisé en deux sections : *H.* sect. *Humbertiella* et *H.* sect. *Verecunda* Dorr, *sect. nov.*

Laurence J. Dorr, New York Botanical Garden, Bronx, New York 10458-5126, U.S.A.

Hochreutiner (1926*a, b*) erected the genus *Humbertiella* on a single species, *H. quararibeoides*, from southwestern Madagascar. Although he placed the genus in the *Malvaceae*, several characters, especially those relating to the reduction in the androecium, caused him to speculate that it might belong in the *Bombacaceae* or even the *Sterculiaceae*. Access to additional material of *H. quararibeoides* and the discovery of a second species caused Hochreutiner (1932) to change his mind and he placed then the genus in the *Bombacaceae* because he interpreted the anthers to be bilocular, a character that otherwise would be discordant in the *Malvaceae*. Later, a third species of *Humbertiella* was described (Hochreutiner, 1949), but soon reduced to synonymy (Perrier de la Bâthie & Hochreutiner, 1955).

Subsequently to describing *Humbertiella*, Hochreutiner (1940) described *Neohumbertiella*, also from southern Madagascar. He included two species in this new genus, one with several poorly delimited varieties. A close relationship between *Humbertiella* and *Neohumbertiella* was evident to Hochreutiner, especially in comparing the fruit morphology of the two genera. However, the fact that *Humbertiella* had sessile and seemingly bilocular anthers and *Neohumbertiella* had conspicuous filaments and unilocular anthers made him maintain the two genera as distinct, and he placed them in the *Bombacaceae* and *Malvaceae*, respectively. Later,

a third species of *Neohumbertiella* was described (HOCHREUTINER, 1949) and an additional variety (HOCHREUTINER, 1955).

HUTCHINSON (1967) placed *Neohumbertiella* in synonymy under *Humbertiella* without comment. He wrote that *Humbertiella* consisted of four to five species, but he made none of the necessary combinations. Recently, difficulty in distinguishing material of *Humbertiella* from that of *Neohumbertiella* led to a re-examination of the relationship between the two genera and the similar conclusion, argued here, that they are congeneric.

A number of characters justify uniting *Humbertiella* and *Neohumbertiella*. The staminal column in both genera is terminated at the apex by five teeth that in several species have become elaborated to such a degree that HOCHREUTINER (1940) called the collective structure a "coronule". This "coronule" is not well-developed in *H. quararibeoides* or *H. henrici*. However, it is conspicuous in *H. decaryi, H. decaryi* var. *sakarahensis*, and *H. tormeyi* and relatively elaborate in *H. foliosa* and *H. sakamaliensis*. The "coronule" of HOCHREUTINER is undoubtedly homologous to the five minute teeth at the apex of the staminal column that are found in the *Hibisceae* Reichb., *Gossypieae* Alef., *Malvavisceae* K. Presl, and *Decaschistieae* Fryxell (all *Malvaceae*) (BORSSUM WAALKES, 1966; FRYXELL, 1975, 1988).

The stamens of all species included in *Humbertiella* are grouped near the apex of the staminal column. The stamens are in either 2 or 3 well-developed whorls (*H. sakamaliensis* and *H. henrici*, respectively), no discernible whorl (*H. decaryi*), or in 2 weakly-developed whorls (the remaining species). *Humbertiella quararibeoides* has 10 and all the other species have 15 stamens. The anthers are either sessile, subsessile or they possess conspicuous filaments. Also, contrary to earlier interpretations (HOCHREUTINER, 1926*a*, 1932, 1940; PERRIER DE LA BÂTHIE & HOCHREUTINER, 1955), anthers in both *Humbertiella* and *Neohumbertiella* are monothecal. Free-hand cross-sections through the anthers of flower buds of *H. quararibeoides* reveal a single cell. Each theca is indented on its outer surface and after dehiscence, which is protandrous, there is a longitudinal ridge along the internal surface indicating that the theca may have been derived from a two-celled structure. None the less, there is no evidence of a septum dividing the anther cells which are clearly monothecal.

In both *Humbertiella* and *Neohumbertiella* the anther connective is a swollen, cushion-like structure that is often purple in color when dry. This type of connective also occurs in *Megistostegium* Hochr. (*Malvaceae*), another genus endemic to Madagascar. (*Megistostegium* can be distinguished readily from *Humbertiella* by its large, petaloid involucellar bracts and greatly reduced calyx). The distribution and importance of this type of anther connective in the *Malvaceae* is not known.

Palynologically there are no significant differences between *Humbertiella* and *Neohumbertiella*. Both genera have pollen that is characteristically malvaceous, i.e., spheroidal and echinate. PRESTING et al. (1983) provided descriptions of the pollen of *H. decaryi* (cited as *N. decaryi*), *H. sakamaliensis* (cited as *N. sakamaliensis*), and *H. quararibeoides*. All three species have fairly large (ca. 60-80 μm) eumonads that are spheroidal, polypantoporate with 20-30 pores, and echinate with 50 or more monomorphic spines that are ca. 10-20 μm long.

Fruit characters are the most striking characters uniting *Humbertiella* and *Neohumbertiella*. All species have a membranaceous, accrescent calyx subtending the mature carpels. Typically the mature calyx is flattened and serves to display the fruit. (The calyx of *Holmskioldia* Retz., *Verbenaceae*, a genus that also occurs in southern Madagascar, is membranaceous and superficially similar to that of *Humbertiella*, but in fruit *Holmskioldia* is

quickly recognized by the opposite phyllotaxy). In *H. foliosa* the mature calyx is erect and conceals the fruit.

The fruit in *Humbertiella* and *Neohumbertiella* first dehisces septicidally (except in *H. quararibeoides*) and then loculicidally. The carpels do not separate from each other completely. However, when the carpels are teased apart one finds well-developed vascular bundles that extend from the columella and that are located between and are continuous with adjacent carpels. These vascular bundles look like the handle on a tea cup and are found in all of the species except *H. quararibeoides*. The carpels are more tightly connate in *H. quararibeoides* than in other species and presumably the wing-like vascular projections have become fused to the carpel walls. Loculicidal dehiscence begins at the apex near the columella, but it is never complete. All species of *Humbertiella* are monospermous and the seeds are reniform and pendulous with the radicle uppermost.

In summary, the characters that unite *Humbertiella* and *Neohumbertiella* are the following : shrubby habit; involucel subtending the calyx; gamosepalous calyx that becomes membranaceous and accrescent in fruit; petals united at their bases with the staminal column and caducous with the latter structure; development of a "coronule" or elaboration of the five teeth at the apex of the staminal column; relatively small and determinate number of stamens; stamens restricted to the apex of the staminal column; unilocular anthers; swollen cushion-like anther connectives; spheroidal and echinate pollen; single ovule per locule; and fruit with carpels that dehisce septicidally first and then loculicidally, the fruit sometimes separating to reveal between adjacent carpels wing-like vascular projections from the columella.

Although the distinction between the *Malvaceae* and *Bombacaceae* is probably artificial (BORSSUM WAALKES, 1966; see FRYXELL, 1968, for an opposing view) the characters uniting *Humbertiella* and *Neohumbertiella* and especially the unilocular (versus bi- or multilocular) anthers and echinate (versus smooth) pollen indicate that *Humbertiella* belongs in the *Malvaceae* sensu stricto and not in the *Bombacaceae*. Thus HUTCHINSON's (1967) familial classification is followed here rather than that of HOCHREUTINER (1932, 1949) and PERRIER DE LA BÂTHIE & HOCHREUTINER (1955) who placed *Humbertiella* in the *Bombacaceae*, or that of EDLIN (1935*a*) who misinterpreted the morphology of *Humbertiella* (he confused the "coronule" with staminodes) and placed *Humbertiella* near *Dombeya* Cav. in the *Sterculiaceae* (cited as *Buettneriaceae* [sic]).

HOCHREUTINER (1955) who considered *Neohumbertiella* to be distinct from *Humbertiella* placed the former genus in the *Hibisceae*. Similarly, HUTCHINSON (1967) who united the two genera placed *Humbertiella* in the *Hibisceae*. Nevertheless, the tribal placement of *Humbertiella* is problematic. Fruit morphology is important in the taxonomic delimitation of tribes and genera in the *Malvaceae* (FRYXELL, 1975) and the fruit of *Humbertiella* does not agree with that of the *Hibisceae*. In the *Hibisceae* dehiscence is loculicidal and the fruit is a unitary structure or capsule in which the carpel walls remain attached to the central column. In *Humbertiella* the fruit is septicidally dehiscent at first (albeit this is suppressed in *H. quararibeoides*) and then incompletely loculicidally dehiscent. In many respects, the fruit of *Humbertiella* resembles that of the *Malvaviscea*e that has septicidally dehiscent mericarps.

Despite similarities in fruit, *Humbertiella* fundamentally differs from the *Malvaviscea*e with respect to style and stigma number. In the *Malvaviscea*e, flowers have 10 free styles and 5 mericarps per fruit. It is the only tribe in which the flowers have twice as many stigmas as

mericarps. *Humbertiella* has 3-5 free or partially united styles and 3-5 carpels per fruit. It is thus more similar to the other tribes of *Malvaceae* in which the flowers have an equal number of stigmas and carpels.

An additional character separating *Humbertiella* from both the *Hibisceae* and *Malvavisceae* is ovule position. The ovules of *Humbertiella* are pendulous. Those of the *Malvaviseae* and *Kosteletzkya* K. Presl, which is otherwise the sole uniovulate genus of the *Hibisceae*, are ascending. The reduction in number of carpels to 3 in *H. quararibeoides* is anomalous in the *Malvavisceae* and *Hibisceae*. Both tribes invariably have 5 carpels and clearly *Humbertiella* also normally has 5 carpels. The disposition of stamens in separate whorls tends to be more common in genera such as *Pavonia* Cav. and *Peltaea* (K. Presl) Standley (both *Malvavisceae*) than in *Hibiscus* L., but this can only be a supporting character in ascertaining tribal affinities.

Since *Humbertiella* can not be accommodated within either the *Hibisceae* or *Malvavisceae* without radically altering the circumscription of these tribes and since none of the other tribes presently recognized can acommodate *Humbertiella* it appears best to leave the genus *incertae sedis*. It may be that a new tribe will have to be erected to accommodate *Humbertiella*, but such a proposal would be premature given that the genera of *Malvaceae* endemic to Madagascar are in need of a critical review.

HUMBERTIELLA Hochr.

Candollea 3 : 3, *tab. 1* (1926); Compt. Rend. Acad. Sci., Paris 182 : 1485 (1926); Candollea 5 : 1 (1932); H. Perrier & Hochr., Fl. Madag. 130 : 17 (1955).

Neohumbertiella Hochr., Candollea 8 : 27, *tab. 1* (1940); Fl. Madag. 129 : 112 (1955). Type : *N. decaryi* Hochr. = *Humbertiella decaryi* (Hochr.) Dorr.

Shrubs or small trees to 8 m tall. Leaves, petioles, stipules, pedicels, peduncles, calyx in flower, and carpels in fruit generally densely stellate-pubescent. Leaves borne on short shoots, scattered along the branches, or clustered at the branch tips. Stipules caducous.

Flowers solitary in axils of subtending leaves or inflorescences axillary, 2-many-flowered corymbs. Involucellar bracts 5-10 (-11), free or united, minute to 1.2 cm long. Calyx gamosepalous, ca. one-third to one-half divided, becoming membranaceous and accrescent in fruit. Petals membranaceous, pellucid, scarcely to conspicuously exceeding the calyx in length. Staminal column conspicuously exserted or included within the corolla, terminated by 5 teeth ("coronule" of Hochreutiner, 1940) at the apex. The "coronule" not well-developed, conspicuous, or relatively elaborate. Stamens 10 or 15, grouped near the apex of the staminal column in 2 or 3 well-developed whorls, 2 weakly-developed whorls, or in no discernible whorls. Anthers sessile, subsessile, or with well-developed filaments. Anthers monothecal, the connective a swollen, cushion-like structure. Pollen spheroidal and echinate. Style branches 3-5, free or united above the apex of the staminal column. Carpels 3-5.

Fruit composed of 3-5 angular, rounded, or obpyriform carpels subtended by a conspicuous, spreading calyx or concealed by a conspicuous, erect calyx. Carpels pubescent with short stellate hairs interspersed with long, simple, hyaline hairs. Carpels not separating or first separating septicidally then dehiscing loculicidally (but not completely), dehiscence beginning at the apex near the columella. Well-developed vascular bundles that extend from the columella and that are located between and are continuous with adjacent carpels are either

equal to or smaller than the lateral carpel walls in outline, or these vascular bundles are suppressed. Carpels monospermous. Seeds reniform or obpyriform, pendulous with the radicle uppermost.

TYPE-SPECIES : *Humbertiella quararibeoides* Hochr.

KEY TO SPECIES OF *Humbertiella*

1. Petals included within or scarcely exceeding the calyx in length; staminal column ca. twice the length of the petals, the anthers sessile or subsessile.
  2. Flowers solitary in the axils of leaves that are borne on short shoots; styles 3 (4); stamens 10, in two, barely discernible whorls; anthers sessile; fruits (2-) 3-locular, the wing-like vascular projections from the columella suppressed or fused to the lateral carpel walls .... 1. *H. quararibeoides*
  2'. Flowers paired or variously clustered in the axils of leaves that are borne on the stem; styles 5; stamens 15, in adjacent whorls of 5 stamens each; anthers subsessile; fruits 5-locular, the wing-like vascular projections extending from the columella and equal to the lateral carpel walls in outline .... 2. *H. henrici*

1'. Petals ca. twice the length of the calyx; staminal column scarcely exceeding the length of the petals, the anthers with conspicuous filaments.
  3. Lobes at apex of staminal column well-developed and almost petaloid; stamens in two ranks, one of 5 and the other 10 stamens; fruiting calyx small, the lobes 3-4 mm long .... 5. *H. sakamaliensis*
  3'. Lobes at apex of staminal column small and more or less fleshy; stamens not or weakly developed into two ranks; fruiting calyx large, the lobes 4-12 mm long.
    4. Involucel of 10 (-11) lanceolate bracts united at their bases; calyx erect in fruit; mature carpels obpyriform .... 6. *H. foliosa*
    4'. Involucel of 5-6 (-8) linear bracts, not fused at their bases; calyx spreading in fruit; mature carpels rounded, slightly angular, or angular.
      5. Style branches united for a portion of their length above the apex of the staminal column; stamens weakly separated into two ranks; midvein raised and conspicuous on the lower surface of leaves, secondary veins not discernible except rarely at base of leaves. .... 4. *H. tormeyi*
      5'. Style branches free above the apex of the staminal column; stamens not arranged in discernible ranks; midvein and secondary veins raised and conspicuous on the lower surface of leaves .... 3. *H. decaryi.*

HUMBERTIELLA sect. HUMBERTIELLA

Calyx spreading and displaying the mature fruit.

1. **Humbertiella quararibeoides** Hochr. — Fig. 1.

Candollea 3 : 3, *tab. 1* (1926); Candollea 5 : 2 (1932); H. PERRIER & HOCHR., Fl. Madag. 130 : 17, *tab. 6, figs. 1-4* (1955).

TYPE : *Humbert & Perrier de la Bâthie 2496* (lecto-, here designated, P; isolecto-, G-fragment, K, P, TAN).

Shrubs or much-branched shrubby trees, 2-3 m tall; branches terete, new growth brownish, stellate-pubescent, in age grayish, glabrate. Leaves, petioles, stipules, pedicels, calyx in flower, and carpels in fruit densely stellate-pubescent. Leaves borne on short shoots; leaf blades ovate to subcircular or obovate, 4-12 mm long, 4-12 mm broad, apex rounded or obtuse or emarginate, but young leaves often apiculate, base truncate to obtuse, margins entire, midvein conspicuous below, other veins obscure; not or slightly discolorous, lower surface pale green, upper surface darker green to olive green, both surfaces pubescent with multi-armed hairs, arms ascending; petioles shorter than blades, 2-10 mm long; stipules subulate, 1-2 mm long, often equalling the young petioles.

Flowers solitary in axils of subtending leaves; pedicels 5-14 mm long at anthesis; involucel of 5 bracts, bracts distinct, subulate, 1-2 mm long, appressed to the calyx, pubescent with stellate and simple hairs; calyx green or pale-green, in bud spherical, apiculate with raised sutures, at anthesis 0.4-1.1 cm long, ca. half-divided, lobes triangular, lobe bases 2-5 mm broad, externally pubescent with 10-rayed hairs, internally pubescent with delicate, ascending, 5-rayed hairs; petals green or pale-green, tinted red toward the center, 0.7-1.1 cm long, scarcely exceeding the calyx in length, ca. 3-4 mm broad at the apex, externally pubescent with scattered (6-) 8-rayed stellate and simple hairs with swollen bases, internally pubescent with simple hairs with swollen bases; staminal column whitish-green, conspicuously exserted, ca. twice the length of the corolla 1.2-2 cm long, glabrous, terminated by 5 minute lobes, pubescent with simple hairs; stamens borne immediately below the apex, sessile, contiguous, in two barely discernible whorls of 5 anthers each; style branches 3 (4), free, exceeding the staminal column by ca. 2 mm, pubescent with simple, hyaline hairs; carpels 3 (4).

Fruit 5-8 mm in diameter, composed of (2-) 3 subspherical carpels subtended by the spreading calyx, calyx lobes 4-6 mm long, the carpels fused, not separating septicidally, the wing-like vascular projections from the columella suppressed or fused the carpel walls, each carpel dehiscing loculicidally (but not completely); seeds reniform, pubescent with simple hyaline hairs (mature seeds not seen).

Distribution and ecology. — Restricted to xerophyllous bush on calcareous (Eocene) hills and escarpments at 10-200 m in southwestern Madagascar.

Observations. — *Humbertiella quararibeoides* is characterized by leaves and flowers borne on short shoots; a conspicuously exserted staminal column; an extreme reduction in the androecium (there are only 10, sessile anthers weakly arranged in two whorls subtending the apex of the staminal column); a (2-) 3-carpellate fruit; and the apparent fusion of the wing-like vascular projections from the columella to the lateral walls of the carpels. It is most clearly allied to *H. henrici* with which it shares a similar perianth arrangement, the corolla scarcely exceeding the calyx in length; a conspicuously exserted staminal column; and an extreme reduction in the androecium. The extreme reduction in the androecium of *H. quararibeoides* is clearly an advanced character. Another specialization is the reduction in the number of carpels and concomitant reduction in the number of styles from five to three (rarely four). No specimens were seen with 4-carpellate fruits, but additional collecting may yield such material.

A collection (*Humbert & Swingle 5208*) at G is a mixed collection of three sheets that includes glabrate, adult and tomentose, juvenile branches of *Humbertiella quararibeoides* and sterile branches of *Megistostegium retusum* Hochr. The last material accounts for the

discrepancy between the leaf measurements of *H. quararibeoides* given here and those cited by HOCHREUTINER (1932) and PERRIER DE LA BÂTHIE & HOCHREUTINER (1955).

MATERIAL STUDIED : *Bosser 10154*, Befanamy (Tuléar), fr., 11.1956 (P, TAN); *Bosser 19074*, Sarodrano, Tuléar, fl., 3.1964 (K, MO, P, TAN); *Capuron 18668-SF*, bush, sur les escarpements de calcaires éocènes, à 14 km environ au Nord d'Itampolo, fl., fr., 3.7.1958 (MO, P, TEF); *Capuron 20258-SF*, plateau calcaire à l'Est du Lac Tsimanampetsotsa, sur la limite Nord de la R.N. X [Lac Tsimanampetsotsa], fl., 12.4.1961 (MO, P, TEF); *Capuron & Chauvet 20815-SF*, bush, sur calcaire, à la base du rebord du plateau calcaire entre la Table et Sarodrano (Tuléar), fl., 1.1962 (P, TEF); *Dequaire 27497*, La Table, Tuléar, 1952-1955 (MO, P); *Humbert 14354*, vallée du Fiherenana à 15-25 km, en amont de Tuléar, coteaux calcaires rive droite, 100-200 m, fl., 3.1934 (P); *Humbert & Perrier de la Bâthie 2496* (lectotype), environs de Tuléar, coteaux calcaires, 10-200 m, fl., 14-26.9.1924 (G-fragment, K, P, TAN); *Humbert & Swingle 5208*, environs de Tuléar, coteaux calcaires (La Table), 25-200 m, fl., fr., 7.8.1928 (G, P); *Humbert & Swingle 5208 bis, ibid.* (G); *Humbert & Swingle 5322*, environs du lac Manampetsa [Tsimanampetsotsa] (Côte Sud-Ouest), 20-100 m, 16-20.8.1928 (P).

2. **Humbertiella henrici** Hochr. — Fig. 1.

Candollea 5 : 3 (1932); H. PERRIER & HOCHR., Fl. Madag. 130 : 18, *tab. 6, figs. 5-11* (1955).
Humbertiella pseudohenrici HOCHR., Candollea 12 : 185 (1949). Type : *Humbert 13089* (lecto-, here designated, G; isolecto-, K, P, TAN).
Humbertiella henrici HOCHR. fa. *microphylla* HOCHR. & HUMBERT *in* H. PERRIER & HOCHR., Fl. Madag. 130 : 20 (1955), *nom. inval. sine descr. lat.*

TYPE : *Humbert & Swingle 5693* (lecto-, here designated, G; isolecto-, G, K, MO, P, TAN).

Shrubs, small trees or trees 2-4 m tall; branches terete, new growth ferruginous, stellate-pubescent, in age grayish, glabrate. Leaves, petioles, stipules, peduncles, pedicels, involucellar bracts, calyx in flower, and carpels in fruit densely stellate-pubescent. Leaves clustered at branch tips, ascending; leaf blades lanceolate-ovate, broadest below the middle, 0.6-4.5 cm long, 0.6-2.7 cm broad, apex obtuse, slightly emarginate, slightly mucronate, base rounded, margins entire, palmately 3-5-veined at the base, midvein and primary veins conspicuous below, lower surface light green to ferruginous, pubescent with stalked, multi-armed hairs, arms ascending, upper surface dark green, pubescent with sessile, multi-armed hairs, arms appressed; petioles shorter than the blades, 5-25 mm long; stipules acicular, 4-5 mm long.

Inflorescences axillary, 2-3-flowered corymbs clustered at the branch tips; peduncles 0.5-1 cm long at anthesis; pedicels 0.5-0.7 cm long at anthesis; involucel of 5 bracts, bracts more or less distinct or united into a cupule, 1-5 mm long, appressed to the calyx; calyx greenish-tan, in bud spherical, sutures visible only at the apex, at anthesis 5-7 mm long, ca. one-third to half-divided, lobes broadly triangular, lobe bases 3-4 mm broad, externally pubescent with robust, yellowish, multi-armed hairs, arms ascending, internally pubescent with delicate, white, multi-armed hairs, arms ascending; petals green, greenish-white or green with light rose at the base, 0.7-1.1 cm long, scarcely exceeding the calyx in length, ca. 3 mm broad at the apex, externally pubescent with robust stellate and scattered simple hairs, internally glabrous; staminal column conspicuously exserted, ca. twice the length of the corolla, 1.2-1.6 cm long, glabrous, terminated by 5 minute lobes, stamens borne immediately below the apex, sessile or subsessile,

contiguous, in 3 whorls with 5 anthers each; style branches 5, free, exceeding the staminal column by ca. 2 mm, glabrous; carpels 5.

Fruit 9-10 mm in diameter, composed of 5 subspherical carpels subtended by the spreading calyx, calyx lobes 4-10 mm long, carpels first separating septicidally, the wing-like vascular projection from the columella equal to the lateral carpel walls in outline, later dehiscing loculicidally (but not completely); seeds reniform, glabrous.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY. — Occurring on a wide range of acidic substrates; alluvium or ancient dunes, recent sandstones, granitic or crystalline massifs, and rocky, gneissic slopes at 200-1200 m in southeastern Madagascar.

OBSERVATIONS. — *Humbertiella henrici* is readily identifiable in flower. It and *H. quararibeoides* both have the petals included within or scarcely exceeding the calyx in length and both have sessile or subsessile anthers. However, *H. henrici*, unlike *H. quararibeoides*, has 15 (versus 10) anthers in three whorls of five stamens each; wing-like vascular projections extending from the columella and equal to the lateral carpel walls in outline (versus suppressed or fused vascular projections); and lanceolate-ovate and apically obtuse (versus ovate to suborbicular or obovate and frequently emarginate) leaves.

Although fruiting specimens of *Humbertiella henrici* can be distinguished by leaf shape and size from most other species of *Humbertiella*, there appear to be no reliable characters to separate *H. henrici* from *H. decaryi* in fruiting condition. Geography and substrate appear to separate the two species but neither is of practical value when examining specimens. *Humbertiella henrici* appears to be restricted to acidic substrates in the region near Fort Dauphin while *H. decaryi*, generally found on calcareous substrates, replaces it to the west (Fig. 4).

The possibility that *Humbertiella henrici* is a male-sterile form of *H. decaryi* has been considered and rejected. Dimorphism in petal size is known to be associated with some male sterile breeding systems (BAKER, 1948; DORR, 1990) and anther and filament morphology can differ between fertile and male-sterile flowers. Although the petals of *H. henrici* are much shorter than those of *H. decaryi*, the flowers of *H. henrici* produce well-developed pollen. At present, there is insufficient material to test whether or not the pollen of this and other species is viable.

Humbertiella henrici is variable with respect to leaf size and shape; and epicalyx size and degree of fusion. Typically leaves are large (2-4.5 cm long, 1-2.7 cm broad), although some specimens have very small leaves (0.6-1.2 cm long, 0.6-1 cm broad). The epicalyx varies from a structure with short, more or less free lobes that is slightly removed from the calyx to a structure with short, fused lobes subtending the calyx to one with longer lobes that are more or less free and similarly subtending the calyx. Some collections (e.g., *Humbert 13089*) exhibit the full range of variability with respect to the fusion of epicalyx lobes, some flowers having more or less free epicalyx lobes and others fused epicalyx lobes.

MATERIAL STUDIED : Sud-Est : *Capuron 28581-SF*, versant Sud et plateau sommital du massif granitique du Vohitsandriana (au S de Ranopiso), fl., 8.12.1968 (P, TEF); *Cours 4644*, itinéraire de Didy à Brickaville (forêt orientale) [localité erronée], fl., fr., s.d. (MO, P, TAN); *Decary 2627*, District d'Ambovombe (Androy), vallée du Mandrare, alluvions, fl., 14.4.1924 (G-fragment, P); *Decary 2461*, Bevilany (Androy), fl. bud, 29.3.1924 (G-fragment, P); *Decary 3063*, District d'Ambovombe, Behara, socle cristallin, fl., 1.9.1924 (G-fragment, P); *Decary 4376*, massif de l'Angavo à l'Est d'Antanimora,

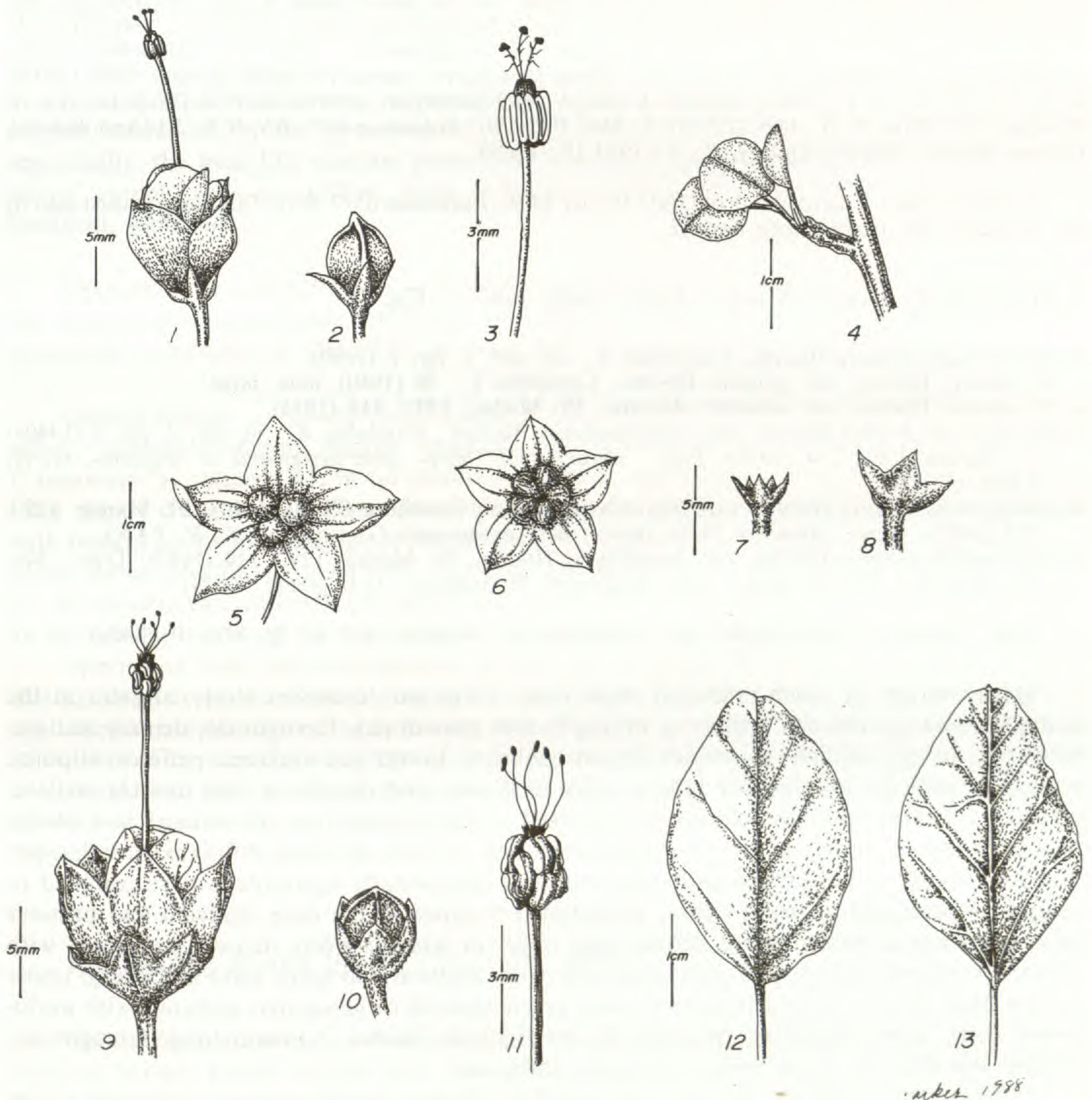


Fig. 1. — **Humbertiella quararibeoides** : **1**, flower ; **2**, flower bud ; **3**, androecium ; **4**, short shoot with leaves ; **5**, fruit. (1, 3, 4, *Capuron & Chauvet 20815-SF*, P ; 2, *Humbert & Perrier de la Bâthie 2496*, P ; 5, *Humbert 14354*, P). — **Humbertiella henrici** : **6**, fruit ; **7**, **8**, involucels ; **9**, flower ; **10**, flower bud ; **11**, androecium ; **12**, leaf, adaxial surface ; **13**, leaf, abaxial surface. (6, 8-13, *Capuron 28581-SF*, P ; 7, *Decary 3063*, P).

P[rovince] de Fort-Dauphin, fl., 21.7.1926 (G-fragment, P); *Decary 4450, ibid.*, fl., fr., 19.7.1926 (G-fragment, P); *Decary 9108*, au Sud-Ouest d'Ambovombe, Kotoala, dunes anciennes, fl., fr., 9.8.1931 (G-fragment, P); *Decary 9340*, Beteny (limite Nord-Est de l'Androy) sur les gneiss, fl., 22.11.1931 (MO, P); *Decary 10200*, Ranofotsy, District de Fort Dauphin, sur les grès récents, fl., fr., 29.7.1932 (G, P); *Humbert 12729*, vallée moyenne du Mandrare près d'Anadabolava, Mont Vohitrosy, 800-850 m, fl., 12.1933 (G-fragment, P); *Humbert 13089* (lectotype of *H. pseudohenrici*), vallée de la Manambolo (bassin du Mandrare) au confluent de la Sakamalio : Mont Morahariva, pentes rocheuses (gneiss), 1000-1200 m, fl., fr., 12.1933 (G, K, P, TAN); *Humbert & Swingle 5693* (lectotype), environs de Fort-Dauphin : près de Bevilany, 200-300 m, fl., fr., 14.9.1928 (G, K, MO, P, TAN); *Rakotoson 6577-RN*, R.N. XI [Andohahela], Canton Behara, District Androy, fl., 6.7.1954 (P, TAN).

COMMON NAME : Seta (Antandroy) (fide *Decary 4376*; *Rakotoson 6577-RN*). This name is used also by the Mahafaly for *Humbertiella decaryi*.

3. **Humbertiella decaryi** (Hochr.) Dorr, *comb. nov.* — Fig. 2.

Neohumbertiella decaryi HOCHR., Candollea 8 : 29, *tab. 1, fig. 1* (1940).
— *N. decaryi* HOCHR. var. *genuina* HOCHR., Candollea 8 : 30 (1940), *nom. inval.*
— *N. decaryi* HOCHR. var. *decaryi* : HOCHR., Fl. Madag. 129 : 114 (1955).
Neohumbertiella decaryi HOCHR. var. *ambovombensis* HOCHR., Candollea 8 : 30, *tab. 1, fig. 2* (1940); Fl. Madag. 129 : 114 (1955). Type : *Decary 8858* (lecto-, here designated, P; isolecto-, G, K, TAN).
Neohumbertiella decaryi HOCHR. var. *fiherenensis* HOCHR., Candollea 8 : 30 (1940); Fl. Madag. 129 : 114 (1955). Type : *Humbert 14381* (lecto-, here designated, G; isolecto-, K, P, TAN).
Neohumbertiella decaryi HOCHR. var. *meridionalis* HOCHR., Fl. Madag. 129 : 114 (1955). Type : *Service Forestier 2723-SF* (lecto-, here designated, P; isolecto-, G-fragment, TAN).

TYPE : *Humbert 12490* (lecto-, here designated, P; isolecto-, BR, G, K, MO, P, TAN).

Bushy shrubs or much-branched small trees, 2-8 m tall; branches terete, angular at the summit of new growth (an artifact of drying?), new growth pale ferruginous, densely stellate-pubescent, in age reddish- to grayish-brown, glabrate. Lower leaf surfaces, petioles, stipules, peduncles, pedicels, involucellar bracts, calyx in flower, and carpels in fruit densely stellate-pubescent. Leaves on short shoots or clustered at the branch tips, ascending; leaf blades elliptic, ovate to widely-ovate, or ovate-lanceolate, 0.7-6.2 cm long, 0.6-3 cm broad, apex rounded, obtuse or cuneate, slightly mucronate or occasionally emarginate, base rounded to cuneate or attenuate, margins entire, palmately 3-5-veined at the base, midvein and primary veins conspicuous below, lower surface pale olive- or whitish-green, densely pubescent with whitish or whitish interspersed with larger yellowish, multi-armed hairs, arms ascending, upper surface dark olive to brownish-green or dark green, smooth or somewhat scabrous with multi-armed hairs, arms ascending; petioles shorter than the blades, 5-19 mm long, ferruginous; stipules acicular, ca. 2 mm long, extremely caducous.

Inflorescences axillary, 2-5-flowered corymbs (flowers rarely solitary) clustered at the branch tips; peduncles 0.9-1.2 cm long at anthesis; pedicels 0.8-1.6 cm long at anthesis; involucel of 5-6 (-8) bracts, bracts distinct, acicular, scarcely visible to 1-3.5 mm long, appressed to the calyx; calyx in bud spherical, sutures visible at the apex, at anthesis 5-8 mm long, ca. one-third to half-divided, the lobes triangular, lobe bases ca. 2-3 mm broad, externally pubescent with short, whitish interspersed with longer yellowish, multi-armed hairs, internally uniformly white pubescent with multi-armed hairs; petals rose or rose-violet, (1-)

1.3-1.7 cm long, conspicuously exceeding the calyx in length, 2.5-5 mm broad toward the apex, externally pubescent with multi-armed hairs, internally glabrous; staminal column slightly exserted, 1.5-2 cm long, glabrous or villous at the base, terminated by 5 fleshy lobes, lobes pubescent with simple hairs; stamens 15, borne immediately below the apex, filaments ca. 2 mm long, whorls not discernible; style branches 5, free, exceeding the staminal column by ca. 3 mm, glabrous; carpels 5.

Fruit 5-9 mm in diameter, composed of 5, more or less spherical to slightly angular carpels, subtended by the spreading calyx, calyx lobes 4-8 mm long, carpels first separating septicidally, the wing-like vascular projection from the columella smaller than or equal to the lateral carpel walls in outline, later dehiscing loculicidally (but not completely); seeds reniform, glabrous.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY. — Found in xerophyllous bush, tropophilous forest, and in the transition between bush and forest on calcareous hills, but also on red sand and other crystalline substrates at 100-500 m in southern and southwestern Madagascar.

OBSERVATIONS. — *Humbertiella decaryi* is characterized by the petals twice as long as the calyx; staminal column slightly exserted and terminated by 5 fleshy, pubescent lobes ("coronule"); stamens 15, in no discernible whorl; and anthers borne on filaments 2-3 mm long. Apart from these uniform floral characters the species is extremely variable especially with respect to the morphology of the involucellar bracts and the morphology and pubescence of the leaves. HOCHREUTINER (1940, 1955) recognized four varieties of *Neohumbertiella decaryi* (= *H. decaryi* var. *decaryi*), but noted that there were many transitional forms uniting them. In the present treatment these varieties are considered to be synonyms of the nominate variety.

Specimens from the northwestern portion of the range of *Humbertiella decaryi* can be distinguished from the nominate variety by leaf shape and pubescence and the relative size of the vascular bundles extending from the columella (they are larger than the lateral carpel walls in outline). This material is segregated as *H. decaryi* var. *sakarahensis*. Little flowering material is available and additional collections are desirable. A great number of the fruits appear to be infected with galls. These infestations also occur in specimens of what HOCHREUTINER (1955) recognized as *Neohumbertiella decaryi* var. *meridionalis* (= *H. decaryi* var. *decaryi*).

Humbertiella decaryi (Hochr.) Dorr var. **decaryi**. — Fig. 2.

Shrubs or small trees, 2-5 m tall. Leaf blades elliptic, ovate to widely-ovate, 0.7-3 cm long, 0.6-3 cm broad. Lower surface pale olive green, densely pubescent with whitish interspersed with yellowish, multi-armed hairs; upper surface dark green, scabrous with multi-armed hairs. Carpels in fruit with a wing-like vascular projection smaller than the lateral carpel walls in outline.

MATERIAL STUDIED : *Bosser 1422*, route d'Antanimora, fl., 12.1.1966 (MO, TAN); *Bosser 14101*, Beomby (Ouest d'Ejeda), Plateau Mahafaly, fl. buds, fr., 3.1960 (P, TAN); *Bosser 14308*, Plateau Mahafaly, Ankalirano (Ouest d'Ejeda), fl., fr., 3.1960 (MO, P, TAN); *Bosser 14311*, *ibid*., fl., 3.1960 (P, TAN); *Bosser 19149*, Sud d'Ampanihy, fl., 3.1964 (P, TAN); *Capuron 334-SF*, forêt d'Analamatahotra,

au SE de Bekily, fl., fr., 2.1949 (G, P); *Capuron 8542-SF*, restes de forêts entre Tsivory et Imanombo, fl., 1.10.1953 (MO, P); *Capuron 11641-SF*, vestiges de forêts tropophylles, dans la vallée de la Menarahaka, à l'Est d'Ihosy, fr., 2.1955 (K, P); *Capuron 11706-SF*, bush aux environs d'Ambia (au Nord d'Antanimora), 2.1955 (P); *Capuron 11710-SF*, bush du massif de l'Angavo, à l'Est d'Antanimora, fl. bud, 2.1955 (MO, P, TEF); *Capuron 11894-SF*, bush aux environs de Vohitsara, entre Betioky et Soalara, fl., 3.1955 (G, K, MO, P, TEF); *Capuron 20440-SF*, entre Antanimoro et Ambovombe, fl., 7.12.1961 (K, MO, P, TEF); *Capuron 22275-SF*, aux environs Nord d'Andranohinaly (PK 43 de la route Tuléar-Sakaraha), fl., 12.12.1962 (G, K, MO, P, TEF); *Capuron 22473-SF*, versant méridional du Massif de l'Angavo, à l'Est d'Antanimora, fr., 23.1.1963 (B, P, TEF); *Capuron 22513-SF*, à l'Ouest de Imanombo, fl. bud, fr., 24.1.1963 (P); *Capuron 22527-SF*, forêt d'Analamatahitsa (Analamatahotra) entre Bekily et la route Beraketa-Antanimora, fr., 28.1.1963 (BR, MO, P); *Capuron 28488-SF*, vallée de la Menarahaka à l'Est d'Ihosy, fl., 19.12.1968 (K, MO, P, TEF); *Capuron & Chauvet 20756-SF*, au Nord d'Andranohinaly (PK 45 de la route Tuléar-Sakaraha), fl., fr., 12.1961 (P, TEF); *Chauvet 6*, environs de Tuléar-Table, fl., 14.1.1961 (P); *Cours 5267*, District d'Ambovombe, Poste de Tsihombe, Canton d'Antaritarika, forêt de Hazoara près d'Imongy, plateau calcaire d'Antaritarika, fl., 23.9.1958 (P); *Decary 2653*, District d'Ambovombe (Androy), fl., 16.4.1924 (G, K, P, TAN); *Decary 3503, ibid.*, fl., fr., 11.2.1925 (P); *Decary 3509, ibid.*, fl., fr., 14.2.1925 (NY, P); *Decary 3535, ibid.*, fl., 1.2.1925 (G, P); *Decary 3538, ibid.*, fl., 17.1.1925 (P); *Decary 3719, ibid.*, fl., 30.4.1925 (G, P); *Decary 8455, ibid.*, fl., 2.2.1931 (G, P); *Decary 8858* (lectotype of *N. decaryi* var. *ambovombensis*), Antanimora au N d'Ambovombe, fl., 28.4.1931 (G, K, P, TAN); *Decary 9019*, Tranomaro au Nord-Est d'Ambovombe, fl., 19.6.1931 (K, P, TAN); *Decary 9371*, Ampilira (limite NE de l'Androy), fl., 23.11.1931 (K, P, TAN); *Descoings 1422*, route d'Antanimora, fl., 12.1.1956 (MO); *Humbert 12490* (lectotype), vallée moyenne du Mandrare près d'Anadabolava, fl., 12.1933 (BR, G, K, MO, P, TAN); *Humbert 14361*, vallée du Fiherenana à 15-25 km en amont de Tuléar, 3.1934 (G, P); *Humbert 14381* (lectotype of *N. decaryi* var. *fiherenensis*), *ibid.*, fl., 3.1934 (G, K, P, TAN); *Humbert & Capuron 28823*, environs d'Antanimora (Androy), 30-35 km au N d'Ambia, fl., 6-9.2.1955 (K, MO, P); *Humbert & Capuron 29451*, plateau Mahafaly à l'Ouest de Betioky, fl., 17-20.3.1955 (B, BR, G, K, MO, P, WAG); *Humbert & Capuron 29479*, plateau Mahafaly à l'Ouest de Betioky, fl. bud, 17-20.3.1955 (MO, P); *Keraudren 832*, plateau calcaire Mahafaly, à 10 km E d'Ankalirano, fl., fr., 21.3.1960 (P); *Service Forestier 2723-SF*, route d'Iakora, Ihosy (G-fragment, P, TAN); *Service Forestier 3433-SF*, Tanandava-Behara, fr., 11.4.1951 (G, P, TAN).

COMMON NAMES : Fandravolafotsy and Seta (Mahafaly) (fide *Capuron 22473-SF*; *Humbert 12490*; *Service Forestier 3433-SF*). The former name appears to refer to the color of the hairs on the leaves, i.e., " vola fotsy " or silver. The latter name is used also for *Dombeya tremuliformis* Arènes (*Sterculiaceae*) by the Mahafaly and for *Humbertiella henrici* by the Antandroy.

Humbertiella decaryi (Hochr.) Dorr var. **decaryi** vel aff.

Several specimens appear to be intermediate between *Humbertiella decaryi* and *H. tormeyi*. In one (*Bosser 15700*) the flowers resemble those of *H. tormeyi* in that the style branches are briefly united above the staminal column, but the petals are relatively short. Also, although distinctly oval, the leaves are discolorous and similar in pubescence to those of *H. tormeyi*. Other specimens (*Decary 2642, Capuron 11706-SF*) vegetatively resemble *H. decaryi*, but different flowers have styles that are either united or free above the staminal column.

One of the paratypes of *Humbertiella sakamaliensis* (*Humbert 13084*) is referred tentatively to *H. decaryi* because the accrescent calyces subtending the fruit are much larger than the calyces of another paratype of *H. sakamaliensis* and they resemble those of *H. decaryi*. In addition, the fruits are infested with galls similar to those found in some populations of *H. decaryi*. The leaves are similar in shape to those of *H. sakamaliensis*, but the pubescence and venation approach also *H. decaryi* and *H. henrici*.

Fruiting material alone was available of *Decary 2783* and *Decary 4353* is sterile. Neither specimen can be determined exactly. An annotation on the latter specimen is difficult to decipher, but it appears to indicate that the wood is hard and is used for light spears (" sagaie ").

Material studied : *Bosser 15700*, plateau calcaire Mahafaly, Ouest d'Ejeda, fl., 2.1962 (MO, P, TAN); *Capuron 11706-SF*, Sud-Ouest : bush aux environs d'Ambia (au Nord d'Antanimora), fl., 2.1955 (P); *Decary 2642*, District d'Ambovombe, fl., 17.4.1924 (G, P); *Decary 2783*, Ambovombe, fr., 21.3.1924 (P); *Decary 4353*, massif de l'Angavo, près d'Antanimora, Pce de Fort Dauphin, sterile, 21.7.1926 (P); *Humbert 13084*, vallée de la Manambolo, rive droite (bassin du Mandrare) aux environs d'Isomono (confluent de la Sakamalio) : Mont Morahariva, pentes rocailleuses (gneiss), 1000-1200 m, fr., 12.1933 (G, P).

Humbertiella decaryi (Hochr.) Dorr var. **sakarahensis** Dorr, *var. nov.*

A var. decaryi *foliis ovatis vel ovato-lanceolatis et carpellorum projectura vasculari aliformi e columella producta carpelli paritem lateralem aequanti differt.*

Type : *Capuron 20746-SF* (holo-, P; iso-, G, K, MO, P, TEF).

Shrubs or small trees, 5-8 m tall. Leaf blades ovate to ovate-lanceolate, 1.8-6.2 cm long, 0.6-2.2 cm broad. Lower leaf surfaces uniformly white pubescent, densely to sparsely covered with multi-armed hairs, upper surfaces dark olive to brownish-green, pubescent with multi-armed hairs, arms erect, shorter than the stellate hairs below. Carpels in fruit with a wing-like vascular projection equal to the lateral carpel wall in outline.

Material studied : *Capuron 20215-SF*, Sud-Ouest : route Tuléar, Manombo, au Nord de Fiherenana, fr., 30.3.1961 (P); *Capuron 20609-SF*, Ouest : plateau de Vineta, entre Tuléar et Sakaraha, fl., fr., 26.12.1961 (G, K, P, TEF); *Capuron 20722-SF*, Ouest : route Tuléar-Sakaraha, vers les PK 55-65 (à l'Ouest d'Andranovory), fr., 12.1961 & 1.1962 (BR, G, K, P, TEF); *Capuron 20746-SF* (type), *ibid.*, fl., 12.1961 & 1.1962 (G, K, MO, P, TEF); *Humbert 20133*, plateau au sud des gorges du Fiherenana entre Andranohinaly et Andranovory, fr., 3-4.2.1947 (BR, P); *Service des Eaux et Forêts 9826-SF*, forêt Troboampamaky-Beharona-Manja, fr., 14.3.1954 (P); *Service Forestier 4541-SF*, km 45-50 route Tuléar, fr., 29.1.1952 (P, TAN, TEF).

Common names : Belelo (fide *Service des Eaux et Forêts 9826-SF*) and Seta (fide *Service Forestier 4541-SF*).

4. **Humbertiella tormeyi** Dorr, *sp. nov.* — Fig. 2.

A. H. decaryi (Hochr.) Dorr *stylis ultra columnae staminalis apicem connatis, foliis oblongis, obovatis vel ellipticus, et laminae costa tantum facie superiori manifesta differt.*

Type : *Capuron 20242-SF* (holo-, P; iso-, P, TEF).

Shrubs, to 1.5 m tall; branches terete, angular at the summit of new growth (an artifact of drying ?), new growth ferruginous, densely stellate-pubescent, in age reddish-black, sparsely

stellate-pubescent or glabrate. Lower leaf surfaces, petioles, stipules, peduncles, pedicels, involucellar bracts, calyx in flower, and carpels in fruit densely stellate-pubescent. Leaves scattered along the branches; leaf blades oblong to obovate or elliptic, 1-2.8 cm long, 0.5-1.5 cm broad, apex acute or obtuse, mucronulate, base attenuate to cuneate, margins entire, midvein conspicuous and raised below, other veins obscure, discolorous, lower surface greenish-white, pubescent with white interspersed with yellowish, multi-armed hairs, arms ascending, upper surface olive-green, pubescent with multi-armed hairs, arms appressed; petioles shorter than the blades, 3-10 mm long; stipules lanceolate, 1-2 mm long.

Inflorescences axillary, 3-4 flowered corymbs; peduncles 0.5-1 cm long, subtended by lanceolate, 1-2 mm long bracts; pedicels 1-1.5 cm long at anthesis; involucel of 5 bracts, bracts distinct, acicular, 1-2 mm long, appressed to the calyx; calyx greenish-tan, in bud spherical to obovoid with raised sutures, at anthesis 0.7-1 cm long, ca. half-divided, the lobes widely cuneate to deltate, lobe bases 2-3 mm broad, externally pubescent with robust, yellowish, multi-armed hairs, internally pubescent with delicate, white, multi-armed hairs; petals violet or mauve-pink, to 1.5 cm long, exceeding the calyx in length, ca. 8-12 mm broad at the apex, externally pubescent with scattered, (7-) 8-rayed stellate hairs, internally pubescent towards the base with scattered simple hairs with swollen bases; staminal column included within the corolla, 1-1.5 cm long, glabrous, terminated by 5 fleshy lobes, lobes pubescent with simple hairs; stamens borne immediately below the apex, filaments ca. 2-4 mm long, in two, weakly-developed whorls, 5 anthers below and 10 anthers above; style branches 5, united for ca. 3-4 mm above the apex of the staminal column, then free and ca. 2 mm long, glabrous; carpels 5.

Fruit 5-10 mm in diameter, composed of 5 angular carpels, the whole star-like, subtended by the spreading calyx, calyx lobes 7-12 mm long, carpels first separating septicidally, the wing-like vascular projections from the columella equal to the lateral carpel walls in outline, later dehiscing loculicidally (but not completely); seeds reniform, glabrous.

Distribution and ecology. — Evidently restricted to sandstone or siliceous sand in the Isalo Region at elevations of 800-1250 m.

Observations. — It is not surprising that the Isalo Plateau, a region that harbors many endemics, should yield a new species of *Humbertiella. Humbertiella tormeyi* is easily distinguished in flower by the style branches that are united above the apex of the staminal column. The orientation of the flower is difficult to interpret since living material has not been seen. It is impossible to tell if the flower is closed or open in nature. None the less, the petals are clearly longer than the calyx lobes. The staminal column, if the flower were closed, would be included within or slightly exserted beyond the petals. The anthers and style would be exserted in either case.

The leaves of *Humbertiella tormeyi* are distinctive. The shape (oblong to obovate or elliptic) and venation (midvein alone visible above) differ from those of all other species of *Humbertiella.*

Humbertiella tormeyi appears to be related to *H. decaryi*; the teeth at the apex of the staminal column in both species are more or less fleshy and pubescent, the stamens are 15 in number and borne on filaments, the accrescent calyx subtending the 5 carpels in fruit is large and conspicuous, and the fruit dehisces septicidally to reveal 5 wing-like vascular projections that are connected to the columella and more or less equal to the lateral carpel walls in outline.

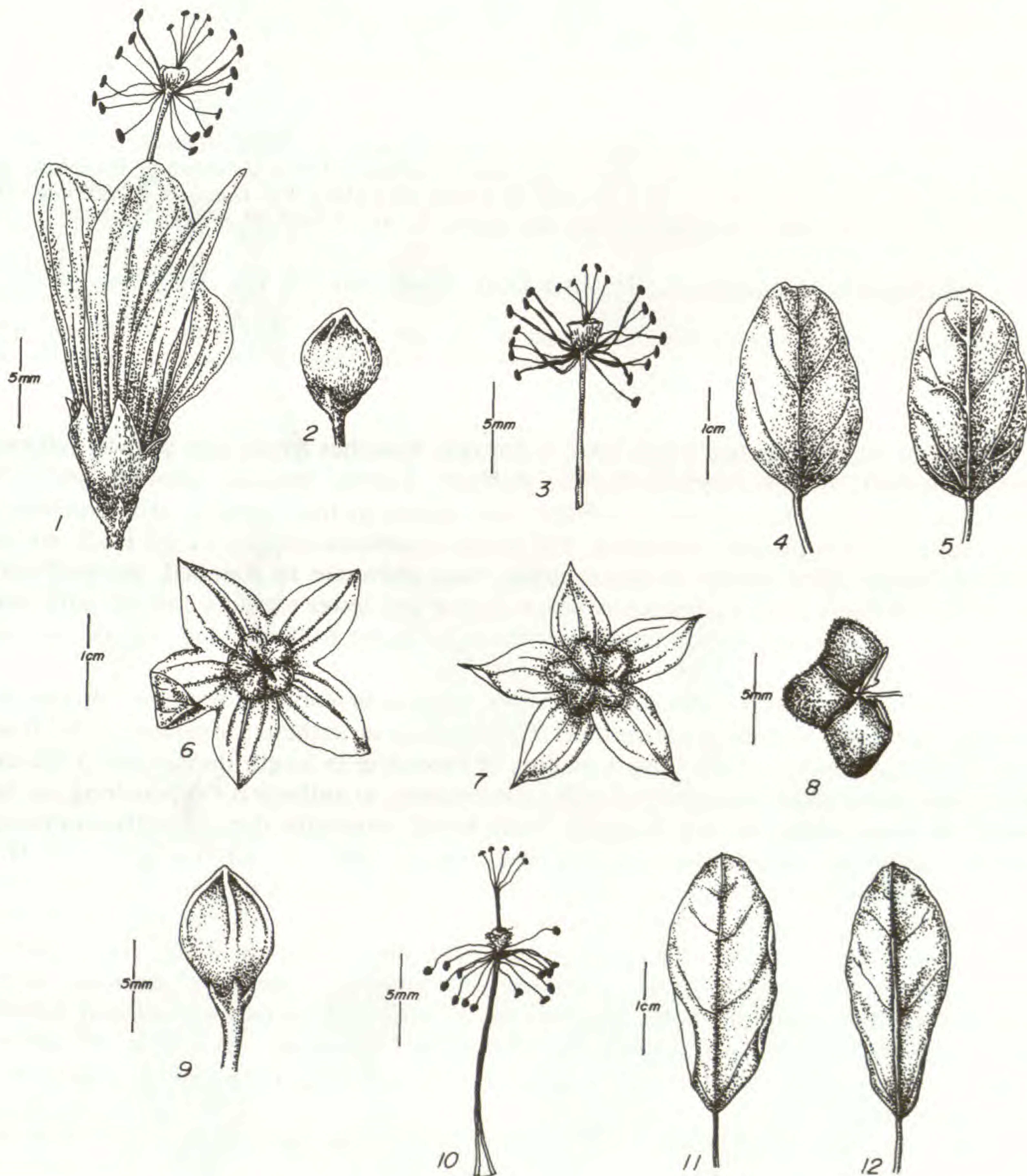


Fig. 2. — **Humbertiella decaryi** : **1**, flower ; **2**, bud ; **3**, androecium ; **4**, leaf, adaxial surface ; **5**, leaf, abaxial surface ; **6**, fruit. (1-5, *Humbert 12490*, P ; 6, *Capuron 20756*, P). — **Humbertiella tormeyi** : **7**, fruit ; **8**, fruit with calyx and two carpels removed ; **9**, flower bud ; **10**, androecium ; **11**, leaf, adaxial surface ; **12**, leaf, abaxial surface. (7-12, *Capuron 11650-SF*, P).

The specific epithet honors Kathleen TORMEY, diplomat assigned from 1983 to 1986 to the U. S. Embassy in Antananarivo.

MATERIAL STUDIED : *Bosser 19892*, sommet d'une table gréseuse, Col des Tapias, Isalo, fl., fr., 11.2.1970 (P, TAN); *Capuron 11650-SF*, massif gréseux de l'Isalo, au col des Tapia, fl., fr., 2.1955 (P, TEF); *Capuron 18581-SF*, massif de l'Isalo au Col des Tapia, fr., 19.6.1958 (P, TEF); *Capuron 20242-SF* (type), plateau de l'Isalo, au Col des Tapia, fl., fr., 8.4.1961 (MO, P, TEF); *Homolle 1544*, without locality, fl., fr., s.d. (K, MO, P); *Humbert 28684*, plateaux et vallées de l'Isalo à l'Ouest de Ranohira, grès et sables siliceux, 800-1250 m, fl., fr., 29.1-2.2.1955 & 8-10.4.1955 (MO, P); *Humbert 29850*, *ibid.*, (P); *Morat 2476*, pente de table cuirassée, 2ème col des tapias, fl., fr., 2.1967 (P, TAN).

5. **Humbertiella sakamaliensis** (Hochr.) Dorr, *comb. nov.* — Fig. 3.

Neohumbertiella sakamaliensis HOCHR., Candollea 8 : 31, *tab. 2, figs. 1-4* (1940); Fl. Madag. 129 : 116, *tab. 28, figs. 5-6* (1955). Type : *Humbert 13344* (lecto-, here designated, G; isolecto-, BR, G, K, P, TAN).

Shrubs or much branched small trees, 1-2 m tall; branches terete, new growth yellowish, stellate-pubescent, in age blackish-brown, glabrate. Leaves, petioles, stipules, peduncles, pedicels, involucellar bracts, calyx in flower, and carpels in fruit densely stellate-pubescent. Leaves borne on new growth, spreading; leaf blades lanceolate-elliptic, 1.2-2.5 (-2.7) cm long, 0.5-0.8 cm broad, apex obtuse or mucronulate, base attenuate to rounded, margins entire, midvein and primary veins conspicuous below, upper and lower surfaces covered with multi-armed hairs, arms ascending; petioles shorter than the blades, 6-14 mm long; stipules not seen, extremely caducous.

Inflorescences axillary, many-flowered short panicles or corymbs borne at the apices of branches; peduncles to 1 cm long; pedicels 0.6-1 cm long at anthesis; involucel of 5-7 bracts, bracts distinct, filiform, 2-3 mm long, equalling or exceeding in length the sinuses of the calyx lobes; calyx in bud small, subspherical with raised sutures, at anthesis 0.4-0.5 cm long, ca. half-divided, the lobes ovate, the lobe bases ca. 2 mm broad, externally densely stellate-pubescent, internally glabrous, slightly accrescent in fruit; petals pink or red (the color of *Malva sylvestris*, fide *Humbert 13344*) to 0.8 cm long, ca. twice the length of the calyx, ca. 4 mm broad below the apex, externally pubescent with scattered 4-8-armed stellate and simple hairs, internally glabrous; staminal column included within the corolla, ca. 0.5 cm long, glabrous, terminated by a very showy, 5-lobed "coronule", the lobes to 1.5 mm long, glabrous; stamens borne immediately below the apex, filaments ca. 1.5 mm long, in two well-defined whorls, 5 anthers immediately below and opposite the lobes of the "coronule", 10 anthers in a whorl ca. 0.5 mm below the upper whorl; style branches 5, free, exceeding the staminal column by ca. 2 mm, glabrous; carpels 5.

Fruit ca. 5 mm in diameter, composed of 5 subspherical carpels, subtended by a spreading, slightly accrescent calyx, calyx lobes 3-4 mm long, carpels first separating septicidally, the wing-like vascular projections from the columella smaller than the lateral carpel walls in outline, later dehiscing loculicidally (but not completely); seeds reniform, glabrous.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY. — This species occurs on rocky, gneissic slopes in the valleys of the Manambolo and Sakamalio rivers at 500-900 m in southeastern Madagascar.

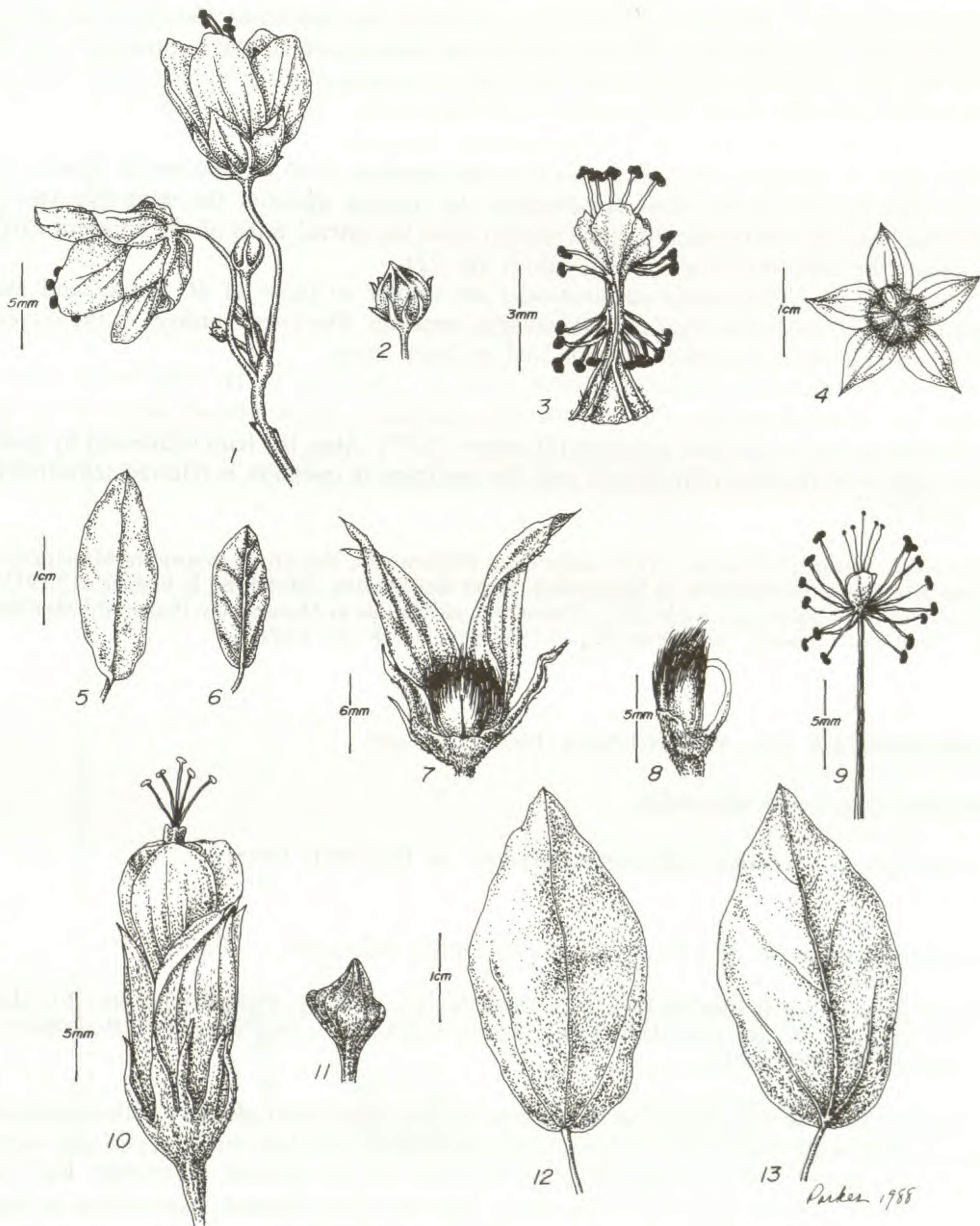


Fig. 3. — **Humbertiella sakamaliensis** : **1**, flower ; **2**, flower bud ; **3**, androecium ; **4**, fruit ; **5**, leaf, adaxial surface ; **6**, leaf, abaxial surface. (1-6, *Humbert 13344*, P). — **Humbertiella foliosa** : **7**, fruit with several epicalyx and calyx lobes removed ; **8**, fruit with several carpels removed to show the wing-like vascular projection from the columella ; **9**, androecium ; **10**, flower ; **11**, flower bud ; **12**, leaf, adaxial surface ; **13**, leaf, abaxial surface. (7-9, *Decary 13195*, P ; 10-13, *Decary 13263*, P).

OBSERVATIONS. — The most conspicuous character that separates *Humbertiella sakamaliensis* from the other species of *Humbertiella* is the elaboration of the "coronule", the five lobes at the apex of the staminal column. Also, the arrangement of the stamens with 5 stamens in a whorl immediately below and opposite each lobe of the "coronule", and 10 stamens in a second whorl below the first, is a distinguishing character.

The calyx of *Humbertiella sakamaliensis* is the smallest of all the species of *Humbertiella* and the inflorescence is the most complicated. In fruiting material the wing-like vascular projections from the columella are much smaller than the lateral walls of the adjacent carpels as is shown by HOCHREUTINER (1940, *tab. 2, fig. 12*).

The leaves of *Humbertiella sakamaliensis* are similar to those of *H. henrici* and many populations of *H. decaryi* in their pubescence and venation. The lower surfaces of the leaves of all three species have conspicuous mid- and primary veins.

One of the specimens (*Humbert 13084*) cited as a paratype by HOCHREUTINER (1940) is excluded here from the species. The calyx on this specimen is much inflated and does not agree with fruiting calyces of another paratype (*Humbert 13177*). Also, the fruit is infested by galls as is more typical of *Humbertiella decaryi* and the specimen in question is referred tentatively to that species.

MATERIAL STUDIED : *Humbert 13177*, vallée de la Manambolo, rive droite (bassin du Mandrare) aux environs d'Isomono (confluent de la Sakamalio), Mont Morahariva, 500-900 m, fl. bud, fr., 12.1933 (G, P); *Humbert 13344* (lectotype), vallée de la Sakamalio, affluent de la Manambolo (bassin du Mandrare), pentes rocailleuses (gneiss), 500-800 m, fl., 12.1933 (BR, G, K, P, TAN).

HUMBERTIELLA sect. **VERECUNDA** Dorr, *sect. nov.*

Fructus calyce erecto absconditus.

TYPE-SPECIES : *Humbertiella foliosa* (Hochr. & Humbert) Dorr.

6. **Humbertiella foliosa** (Hochr. & Humbert) Dorr, *comb. nov.* — Fig. 3.

Neohumbertiella foliosa HOCHR. & HUMBERT, Candollea 12 : 183, *fig. 5* (1949); HOCHR., Fl. Madag. 129 : 117, *tab. 28, figs 7-9* (1955). Type : *Decary 13263* (lecto-, here designated, P; isolecto-, G-fragment, K, MO, TAN).

Small trees or shrubs; branches terete, new growth olive-green, densely stellate-pubescent, in age blackish with small white lenticular dots, glabrate. Lower leaf surfaces, petioles, stipules, and pedicels densely stellate-pubescent. Leaves borne on new growth, ascending; leaf blades ovate to elliptic, 1-4 cm long, 0.8-3.5 cm broad, apex acute to rounded, base obtuse to slightly cordate, margins entire, midvein and primary veins conspicuous below, upper surface sparsely pubescent, the arms of the (3-)7-rayed stellate hairs ascending, lower surface densely pubescent with 7-10-rayed stellate hairs; petioles shorter than the leaf blades, 0.5-1.5 cm long, becoming somewhat glabrate with age, but retaining simple and stellate hairs below and towards the leaf base; stipules acicular, ca. 1 mm long, extremely caducous.

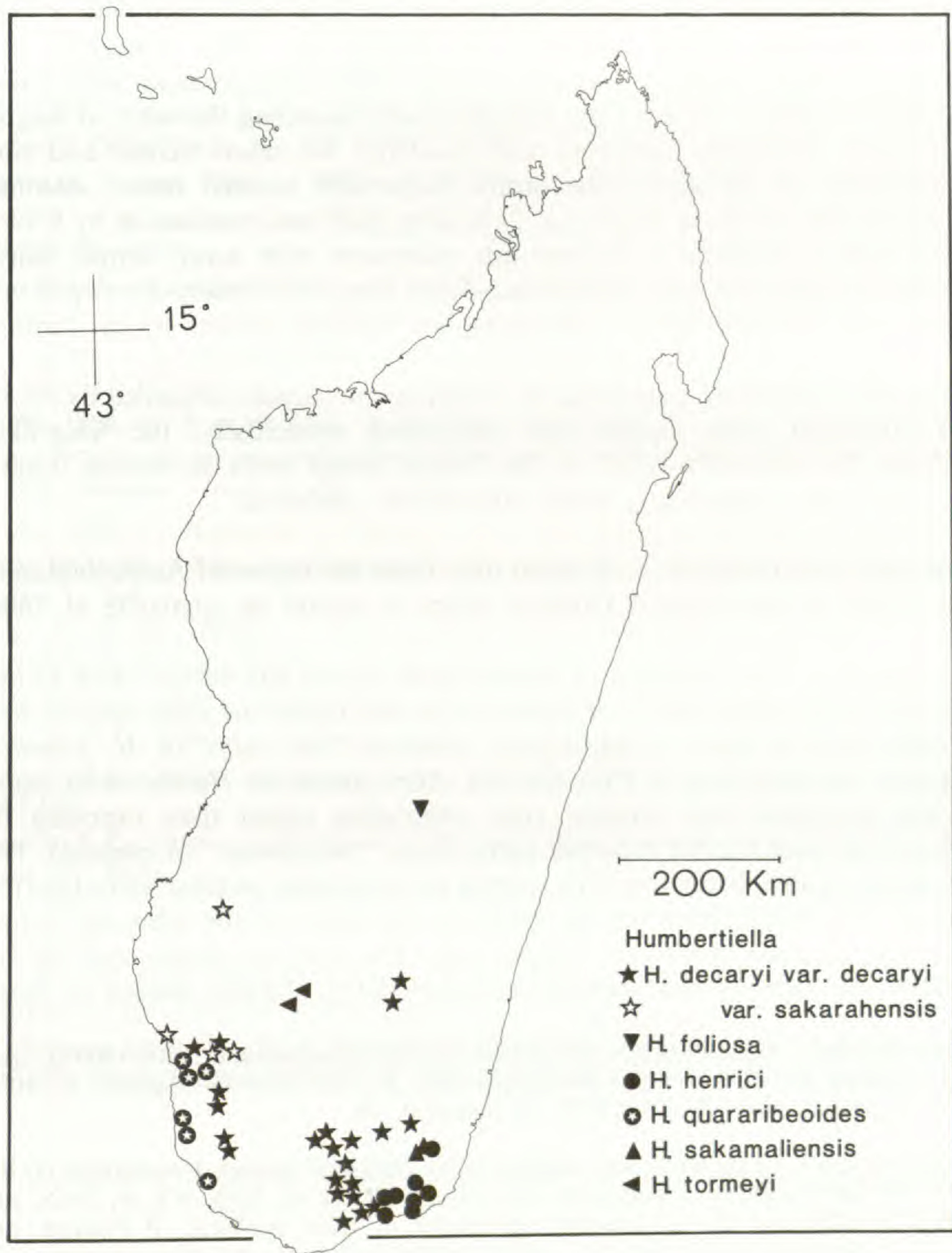


Fig. 4. — Distribution of species of **Humbertiella** in Madagascar.

Flowers solitary in the axils of subtending leaves, but clustered together near the apex of the new growth; pedicels 0.5-1 cm long at anthesis; involucel of 10 (-11) bracts; bracts gamophyllous below, lanceolate, acuminate, unequal in length, 0.5-1.2 cm long, erect, abaxially pubescent with multi-armed hairs, adaxially lanate; calyx in bud ovoid with a long beak, at anthesis 1.8-2.5 cm long, united one-third its length, the lobes triangular to narrowly triangular, the lobe bases 0.3-0.4 cm broad, weakly ribbed (the principal veins raised). Petals violet, red-violet, or pink, 1.5-2 cm long, conspicuously exceeding the calyx in length, 0.8-1 cm broad at the apex, externally pubescent with scattered 4-6 rayed stellate and simple hairs, internally pubescent on the claw with simple hairs with swollen bases; staminal column scarcely exceeding the corolla in length, ca. 2 cm long, glabrous, terminated by 5, ovate, fleshy, and papillate teeth ("coronule"), 2-3 mm tall, pubescent with waxy, simple hairs; stamens borne immediately below the apex, filaments 3-4 mm long, in 2 weakly-developed whorls of 15 stamens total; style branches free, 5, exceeding the staminal column by ca. 3 mm, glabrous; carpels 5.

Fruit 5-8 mm in diameter, composed of 5 obpyriform carpels concealed by the erect calyx, calyx lobes 10-16 mm long, carpels first separating septicidally, the wing-like vascular projection from the columella equal to the lateral carpel walls in outline, later dehiscing loculicidally (but not completely); seeds obpyriform, glabrous.

Distribution and ecology. — Known only from the region of Ambatofinandrahana on the western slopes of the Central Domain where it occurs on quartzite at 1600-1800 m.

Observations. — The involucel of *Humbertiella foliosa* has almost twice as many bracts as the involucels of the other species of *Humbertiella* and unlike the other species the bracts are united at their base to form a cupuliform structure. The calyx of *H. foliosa*, although membranaceous and reticulate in fruit like the other species of *Humbertiella*, appears to be somewhat less accrescent and remains erect concealing rather than exposing the mature carpels. (This is the basis for the sectional name, from "*verecundus*" or bashful). The shape of the mature carpels is also distinctive. The carpels are somewhat angular and obpyriform rather than spherical. The elaboration of the teeth at the apex of the staminal column is less conspicuous than in some species of *Humbertiella*. The teeth are fleshy, and the stamens are grouped below the apex of the staminal column that is slightly dilated at that point.

Material studied : *Decary 13195*, environs d'Ambatofinandrahana, 1600-1800 m, quartzites, fl., 21.2.1938 (G-fragment, P); *Decary 13263* (lectotype), *ibid.*, fl., 23.2.1938 (G-fragment, K, MO, P, TAN); *Decary 13274* (syntype), *ibid.*, fl., 23.2.1938 (G-fragment, P).

Acknowledgement : This work was supported by National Science Foundation (U.S.A.) Grants BSR-8505710 and BSR-8796239. I thank the curators of BR, G, K, MO, NY, P, TAN, and TEF for either loaning or allowing me to examine specimens in their herbaria. P. Parker prepared the illustrations. L. C. Barnett and P. Fryxell made helpful comments on earlier versions of this paper. R. C. Barneby greatly improved the Latin diagnoses.

REFERENCES CITED

BAKER, H. G., 1948. — Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants. *Proc. Leeds Philos. Soc., Sci. Ser.* 1948 : 136-139.

BORSSUM WAALKES, J. van, 1966. — Malesian *Malvaceae* revised. *Blumea* 14 : 1-213.

DORR, L. J., 1990. — A revision of the North American genus *Callirhoe* (*Malvaceae*). *Mem. New York Bot. Gard.* 56 : 1-75.

EDLIN, H. L., 1935*a*. — A critical revision of certain taxonomic groups of the *Malvales*. *New Phytol.* 34 (1) : 1-20.

EDLIN, H. L., 1935*b*. — A critical revision of certain taxonomic groups of the *Malvales*. Part II. *New Phytol.* 34 (2) : 122-143.

FRYXELL, P. A., 1968. — A redefinition of the tribe *Gossypieae*. *Bot. Gaz.* 129 (4) : 296-308.

FRYXELL, P. A., 1975. — Generic relationships of *Decaschistia* (*Malvaceae*) and the description of a new tribe, *Decaschistieae*. *Amer. J. Bot.* 62 (2) : 172-175.

FRYXELL, P. A., 1988. — *Malvaceae* of Mexico. *Syst. Bot. Monogr.* 25 : 1-522.

HOCHREUTINER, B. P. G., 1926*a*. — *Humbertiella*. Un genre nouveau de Malvacées de Madagascar. *Candollea* 3 : 1-4.

HOCHREUTINER, B. P. G., 1926*b*. — Un nouveau genre, intermédiaire entre les Malvacées, les Bombacacées et les Sterculiacées. *Compt. Rend. Acad. Sci., Paris* 182 : 1485-1487.

HOCHREUTINER, B. P. G., 1932. — Extension et affinités du genre *Humbertiella* Hochr. *Candollea* 5 : 1-4.

HOCHREUTINER, B. P. G., 1940. — *Neohumbertiella*. Nouveau genre de Malvacées. *Candollea* 8 : 27-34.

HOCHREUTINER, B. P. G., 1949. — *Malvales* novae vel minus cognitae florae madagascariensis. *Candollea* 12 : 163-186.

HOCHREUTINER, B. P. G., 1955. — 129ᵉ Famille, Malvacées. *Flore de Madagascar et des Comores*. Firmin-Didot et Cⁱᵉ, Paris.

HUTCHINSON, J., 1967. — *The genera of flowering plants* (*Angiospermae*). *Dicotyledones*. Vol. 2. Clarendon Press, Oxford.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H. & HOCHREUTINER, B. P. G., 1955. — 130ᵉ Famille, Bombacacées. *Flore de Madagascar et des Comores*. Firmin-Didot et Cⁱᵉ, Paris.

PRESTING, D., STRAKA, H. & FRIEDRICH, B., 1983. — Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 128 bis 146. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 44 : 1-93.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 29-35.

Sertum polynesicum IV. Deux espèces nouvelles de *Melicope* J. R. & G. Forster (*Rutaceae*) de l'île de Nukuhiva (Marquises, Polynésie Française)

J. FLORENCE

Résumé : *Melicope inopinata* et *M. revoluta* sont décrits des formations altimontaines de Nukuhiva, Marquises.

Summary : *Melicope inopinata* and *M. revoluta* are described as new from the vegetation of the high montains of Nukuhiva, in the Marquesas islands.

Jacques Florence, Centre Orstom de Tahiti, BP 529, Papeete, Tahiti.

Continuant l'étude du matériel de Nukuhiva collecté dans le cadre de l'inventaire de la flore de Polynésie Française (FLORENCE, 1985, 1986; FLORENCE & STUESSY, 1988), nous sommes amené à considérer comme nouvelles deux *Rutaceae* collectées dès 1984 et dont une a bénéficié depuis de récoltes complémentaires.

LES *RUTACEAE* DES MARQUISES

L'histoire de cette famille dans les Marquises est particulièrement brève et limpide. En effet, en l'absence de récoltes du XIX[e] siècle, elle est ignorée par DRAKE (1892), qui, dans sa flore de Polynésie, ne mentionne que les genres *Euodia* J. R. & G. Forster et *Zanthoxylum* L. pour les îles de la Société. Il faut attendre alors la flore de BROWN (1935), synthèse des missions américaines qui avaient en particulier largement prospecté cet archipel durant les années vingt, pour y trouver mention des premières espèces appartenant à cette famille. Sont ainsi décrites deux espèces du genre *Pelea* A. Gray — alors principalement limité aux îles Hawaii —, *P. fatuhivensis* et *P. nukuhivensis*, connues uniquement par leur type et endémiques respectivement des îles de Fatuhiva et de Nukuhiva.

STONE (1969), dans sa monographie du genre, limitera sa répartition aux seuls archipels des Hawaii et des Marquises, soulignant ainsi les affinités entre ces îles. Reconnaissant les deux espèces de BROWN, il ne pourra cependant, devant la pauvreté du matériel original et l'absence de récoltes complémentaires, préciser leurs affinités et leur assigner une place au sein de ses sections fondées sur des caractères fructifères.

Enfin, plus récemment, HARTLEY & STONE (1989), viennent de revoir le statut de ce genre et sont amenés à le considérer comme synonyme de *Melicope* J. R. & G. Forster. Nous suivrons cette option, en y plaçant les deux espèces décrites ici, tout en notant qu'elles nourrissent les affinités les plus étroites avec les espèces de l'ancien genre *Pelea* et restent éloignées du matériel d'autres régions du Pacifique, en particulier des îles de La Société, archipel qui est le plus proche des Marquises, à 1200 km au SW.

Melicope inopinata Florence, *sp. nov.* [1]

A M. nukuhivense (F. Brown) Hartley & Stone *foliis ovatis acutis distincte petiolatis, inflorescentibus paniculatis, petalis subtus sparse pubescentibus, a* M. fatuhivense (F. Brown) Hartley & Stone *foliis ovatis, basi truncato vel subcordato, inflorescentibus paniculatis, praecipue differt.*

TYPE : *Florence 6845*, Marquises, Nukuhiva, flanc Nord de l'épaulement SE du Mt Ooumu, 950 m (fl., j. fr.), 29.5.1984 (holo-, P !; iso-, BISH !, K !, P !, PAP !, US !).

Arbrisseau glabre atteignant 1-1,5 m de hauteur, à branches dressées. Feuilles (sub)-opposées-décussées, vert clair in vivo, brun jaunâtre in sicco, simples ; limbe subcoriace, ovale à ovato-elliptique, souvent un peu inégal, muni sur la face inférieure de glandes brunes ou noires, rondes, long de 8-10,5 cm et large de 4,5-6 cm (L/l = 1,6), base arrondie à faiblement mais distinctement cordée, marge entière, sommet aigu, costa canaliculée dessus, saillante dessous, 8-12 paires de nervures secondaires rases dessus, faiblement en relief dessous, réticulum marqué ; pétiole grêle, canaliculé dessus, long de 1,2-1,6 cm.

Inflorescences axillaires, dressées à étalées, en panicule de cymes pauci- à multiflores (9 et + fleurs), lâches, glabres à très éparsement et fugacement pubérulentes sur les axes d'ordre supérieur, atteignant 4,5 cm ; pédoncule primaire de 2,2 cm, les secondaires opposés, dépassant 1 cm ; bractées et bractéoles triangulaires, de 0,6 mm, caduques. Fleur apparemment bisexuée sur un pédicelle atteignant 0,8 cm, faiblement urcéolée à cupuliforme, 4-6 mm de hauteur, les boutons éparsement mais distinctement pubérulents, surtout la corolle ; calice cupuliforme, 4-mère à préfloraison imbriquée, lobes membraneux, glabres ou portant quelques poils sur la marge, triangulaires, 2,5 × 1,7 mm ; corolle munie des mêmes glandes que les feuilles, 4-mère, pétales dressés, glabres ou pouvant conserver quelques poils sur la face externe le long de l'axe médian, membraneux, à nervation distincte, triangulaires, 4 × 2,2 mm ; androcée en deux verticilles faiblement inégaux, étamines antisépales égalant presque la corolle, les antipétales ne dépassant pas 3 mm, filet un peu aplati, glabre, faiblement verruculeux au sommet sur la face externe ; gynécée glabre, conique, atteignant 1 × 0,5 mm, ovaire à 4 loges libres, glabres intérieurement, biovulées, styles linéaires glabres, 0,3 mm, lobes stigmatiques subglobuleux, papilleux, disque aplati, portant quelques rares poils, distinctement 8-lobé.

Infrutescence intacte non vue, probablement à axes un peu plus robustes, seul fruit sur un pédicelle plus ou moins réfracté, immature, formé de 4 carpelles libres, glabres extérieurement, éparsement pubescent intérieurement, surtout à la base, 3,2 × 1,5 mm.

1. Les caractères floraux de cette espèce et de la suivante ont été étudiés et mesurés sur du matériel conservé en alcool.

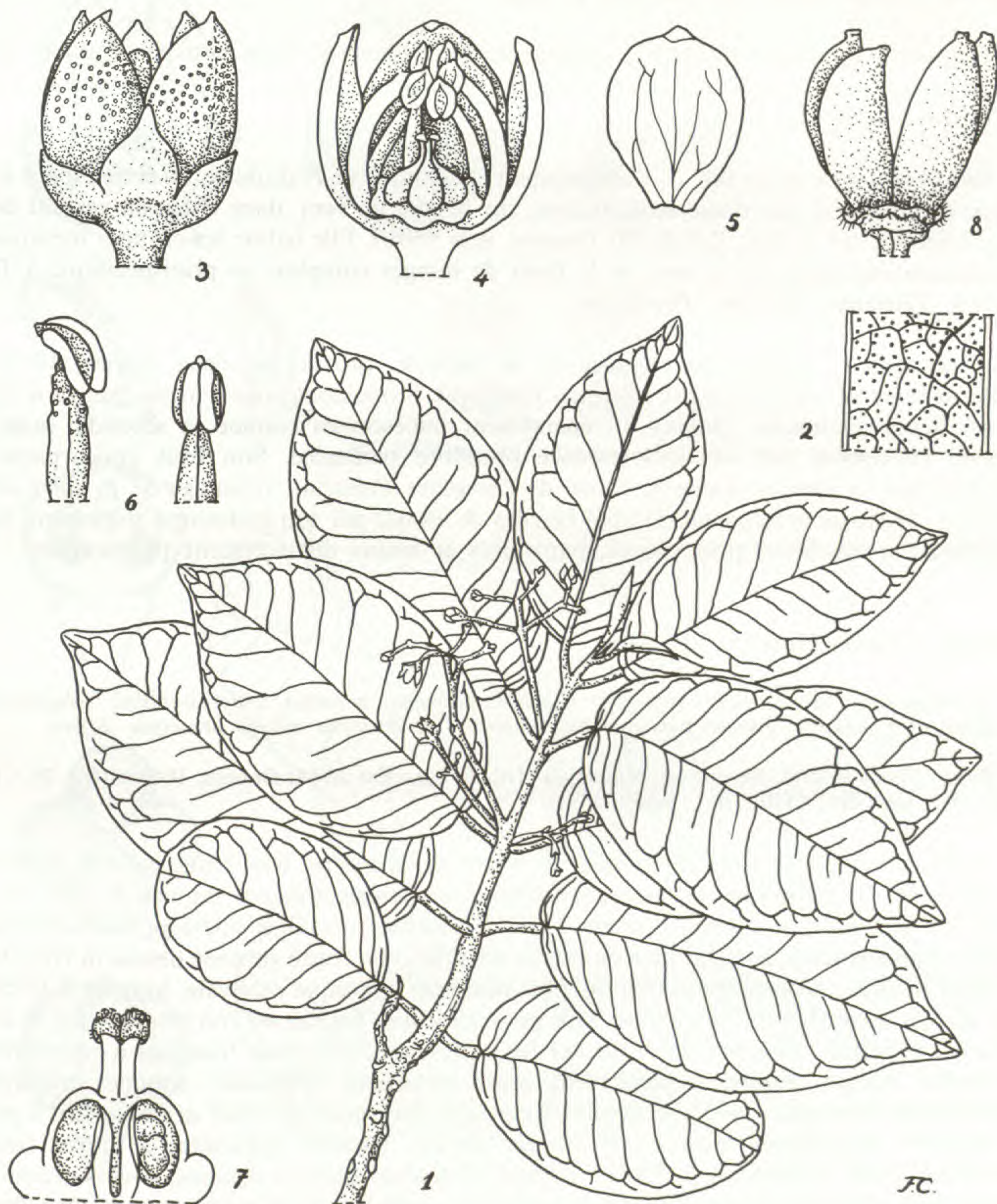


Fig. 1. — **Melicope inopinata** Florence : **1**, rameau florifère × 3/4 ; **2**, feuille, détail de la face inférieure × 2 ; **3**, fleur × 7,5 ; **4**, coupe longitudinale × 7,5 ; **5**, pétale, face interne × 6 ; **6**, étamines antisépale (g.) antipétale (d.) × 7,5 ; **7**, coupe longitudinale du gynécée × 18 ; **8**, jeune fruit × 8. (*Florence 6845*).

Matériel étudié. — Marquises, Nukuhiva : *Florence 6845* (type) ; *6846*, flanc Nord de l'épaulement SE du Mt Ooumu, 950 m, 29.5.1984 (fl.), P, PAP.

L'épithète spécifique marque la surprise de la découverte d'une nouvelle Rutacée pour cette île où seul était connu jusqu'alors *Pelea nukuhivensis* F. Brown (= *Melicope nukuhivensis* (F. Brown) Hartley & Stone).

Répartition et écologie. — Certainement endémique de Nukuhiva, où cette espèce n'est connue actuellement que d'une seule station, sur la côte au vent, dans le bassin versant de la haute Taipivai, sur le flanc Est du Mt Ooumu, vers 950 m. Elle habite les croupes mésiques à *Weinmannia-Gleichenia* de la base de la forêt de nuages complexe et plurispécifique à *Ilex, Cyathea, Trimenia, Myrsine, Psychotria...*

Affinités. — Espèce très éloignée de la suivante, proche des deux espèces *Melicope nukuhivensis*, et *M. fatuhivensis* (F. Brown) Hartley & Stone dont nous n'avons pas vu le type, par ses fleurs médiocres, glabres ou éparsement pubescentes comme la seconde, mais en différant clairement par son inflorescence pluriflore paniculée. Son fruit apocarpique la placerait dans la section *Apocarpa* Stone de l'ex-genre *Pelea*, au voisinage de *P. saint-johnii* Hume (= *Melicope saint-johnii* (Hume) Hartley & Stone) par son endocarpe pubescent, mais en diffère par ses fleurs plus petites, paniculées et moins distinctement pubescentes.

Melicope revoluta Florence, *sp. nov.*

A praecedente specie, foliis majoribus oblongis, coriaceis, revolutis, inflorescentibus robustioribus, paucifloris et contractis, floribus pubescentibus majoribus et fructibus villosis praecipue differt.

Type : *Florence 7518*, Marquises, Nukuhiva, Toovii, flanc Est du Mt Ooumu, 1040 m (fr.), 29.5.1984 (holo-, P ! ; iso-, B !, CHR !, K !, PAP !, US !).

Arbre atteignant 8-12 m de hauteur et 50 cm de diamètre, bois blanc mi-dur. Branches régulièrement (sub)opposées-décussées ; extrémités des jeunes rameaux munies de poils ras, ne dépassant pas 0,2 mm, dorés à jaune pâle, tôt caducs. Feuilles (sub)opposées-décussées, simples ; limbe coriace, souvent plus ou moins révoluté, vert foncé vernissé dessus in vivo, brun discolore in sicco, généralement oblong, plus rarement elliptique ou ovale, long de 8-17 cm et large de 5,5-13 cm (L/l = 1,6), glabre, sauf pour les jeunes feuilles où l'on retrouve sur la costa inférieure le même indument doré que sur les jeunes rameaux ; base tronquée à obscurément subcordée ; marge entière, généralement assez fortement révolutée ; sommet tronqué à distinctement émarginé ; médiane canaliculée dessus, fortement en relief dessous, 12-19 paires de nervures secondaires rases ou imprimées dessus, laissant apparaître le limbe comme légèrement bullé, faiblement saillantes dessous, réticulum distinct dessous, avec souvent une veinule plus marquée et parallèle aux secondaires, naissant de la médiane ; pétiole robuste, canaliculé dessus, épaissi à la base, 1,5-4 cm de longueur et 3 mm de diamètre, muni de la même pubescence rase éphémère, puis ridé ou crevassé transversalement.

Inflorescences axillaires ou aux nœuds défeuillés, dressées, pédonculées, allant de la cyme simple aux cymes composées pauciflores à 3-5 fleurs, très contractées, ne dépassant pas 2 cm ;

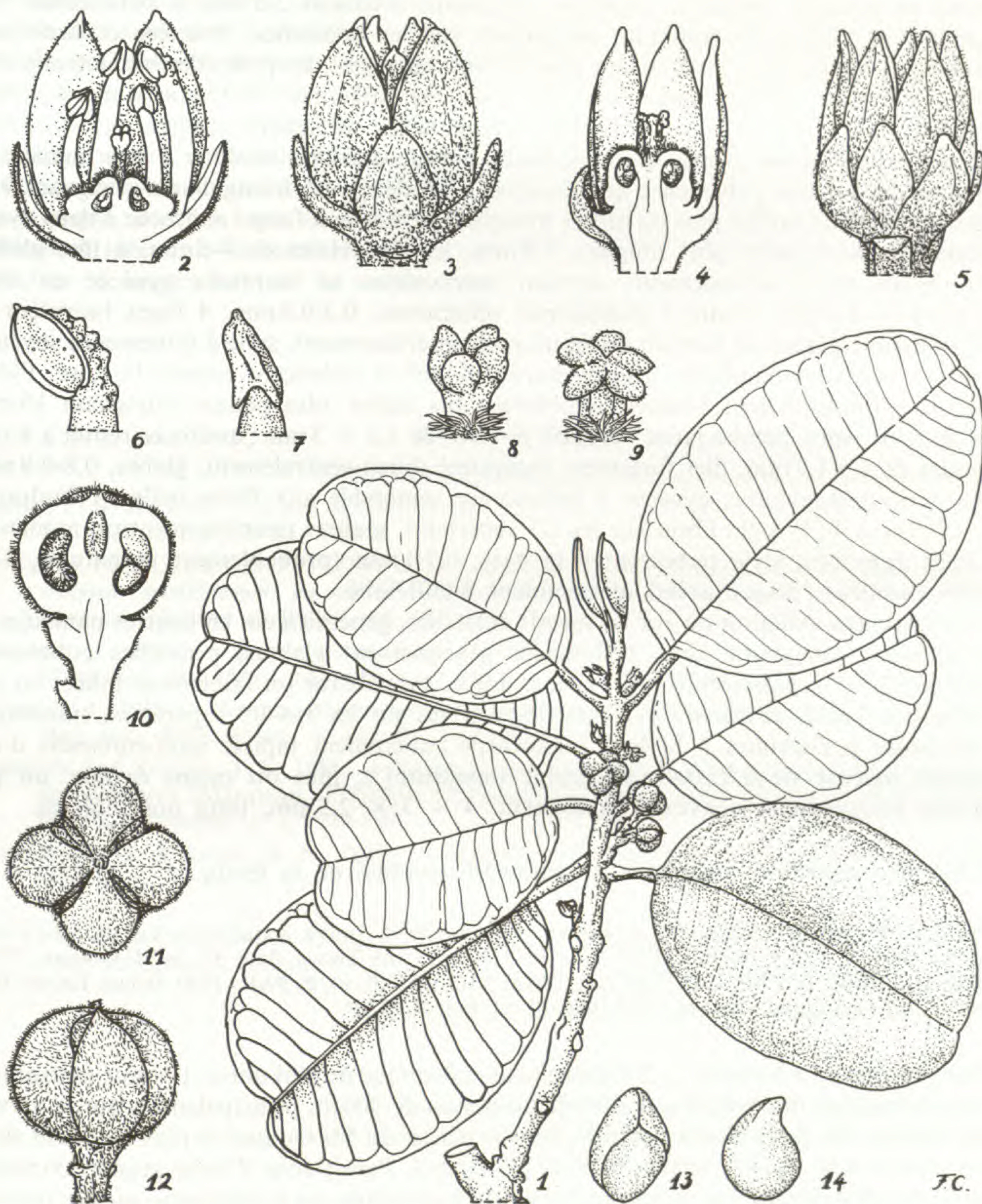


Fig. 2. — **Melicope revoluta** Florence : **1**, rameau fructifère × 1/3 ; **2**, fleur ♂, coupe longitudinale × 3 ; **3**, fleur ♂ × 3 ; **4**, fleur ♀ pentamère, coupe longitudinale × 3,2 ; **5**, fleur ♀ pentamère × 3,2 ; **6**, sommet d'une étamine d'une fleur ♂ × 6,5 ; **7**, staminode de fleur ♀ × 11 ; **8**, stigmate de fleur ♂ × 15 ; **9**, stigmate de fleur ♀ pentamère × 15 ; **10**, coupe longitudinale de fruit immature × 1,5 ; **11**, fruit immature, vue apicale × 2 ; **12**, *idem*, vue latérale × 2 ; **13**, graine, vue ventrale × 4 ; **14**, graine, vue latérale × 4. (*Florence 6854* : 2, 3, 6, 8 ; *Florence 7518* : 1, 10-14 ; *Florence 7530* : 4, 5, 7, 9).

pédoncule et pédicelle robustes, anguleux, dépassant rarement 2-3 mm, à pubescence rase caduque sur le pédoncule commun, persistante sur les pédicelles; bractées et bractéoles pubescentes, triangulaires, ne dépassant pas 2-3 mm, caduques, les pédicelles bibractéolés vers le milieu, claviformes. Fleurs mâles charnues, urcéolées, atteignant 10-12 mm, 4-mères; calice cupuliforme, vert pâle in vivo à sépales triangulaires atteignant jusqu'à 5,5 × 3 mm, pubescence externe dense et rase de 0,2-0,3 mm; corolle urcéolée, verdâtre à vert jaunâtre in vivo, munie de la même pubescence que le calice, à pétales ovato-triangulaires atteignant 9 × 3,5 mm, munis d'une carène plus ou moins marquée sur les deux faces; androcée à deux cycles d'étamines, les antisépales plus longues, 7-8 mm, les antipétales de 4-5 mm, à filet glabre, charnu, aplati dorso-ventralement, souvent verruculeux au sommet; gynécée en cône surbaissé, 4 × 2,5 mm, ovaire à pubescence vélutineuse, 0,3-0,4 mm, 4 loges biovulées de fertilité douteuse, glabre ou portant quelques poils intérieurement, style à pubescence soyeuse, 1-1,5 mm, 4 stigmates papilleux, disque charnu, 8-lobé et pubescent comme l'ovaire. Fleurs femelles exceptionnellement 5-mères, semblables aux mâles, plus petites, atteignant 10 mm, sépales de 5 × 3 mm, pétales jaune verdâtre in vivo, de 7,5 × 3 mm; androcée réduit à 8-(10) staminodes de 1,5-1,7 mm, filet fortement comprimé dorso-ventralement, glabre, 0,8-0,9 mm, anthère stérile triangulaire; gynécée à pubescence semblable aux fleurs mâles, cylindrique, 2,2 × 2,7 mm, à 4-(5) loges libres sur les 2/3 supérieurs, glabres intérieurement ou munies de rares poils apprimés, style pubescent à la base, 0,7-1 mm (probablement immature), 4-(5) stigmates papilleux, disque aplati obscurément 8-(10) lobé.

Infrutescences axillaires ou sur les nœuds défeuillés, généralement en courtes panicules de cymes dressées, atteignant 3 cm, pédoncules généralement glabres, pédicelles pubescents. Capsule immature à pubescence brun clair à dorée, subcubique ou faiblement lobée, un peu plus large que haute, atteignant 1-1,2 cm, loges libres sur les 3/4-4/5 supérieurs, staminodes plus ou moins persistantes à la base, endocarpe entièrement tapissé intérieurement d'une pubescence soyeuse de 0,25-0,4 mm; graine immature (?), plus ou moins ovoïde, un peu comprimée latéralement, convexe dorsalement, 4 × 3 × 2,5 mm, testa noir, luisant.

L'épithète spécifique s'applique au caractère révoluté de la feuille.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MARQUISES, Nukuhiva : *Florence 6854*, Toovii, épaulement Sud du Mt Ooumu, 995 m, 29.5.1984 (fl. ♂, fr.), BISH, P, PAP, US; *7518* (type); *7525*, Toovii, flanc SE du Mt Ooumu, 970 m, 11.3.1986 (fr.), BISH, P, PAP, US; *7526, l. c.*, 940 m, 11.3.1986 (fl. ♀), P, PAP; *7530*, Route Toovii-Terre Déserte, haute Haatuatua, 1045 m, 12.3.1986 (fl. ♀, fr.), P, PAP.

RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. — Probablement endémique de Nukuhiva, l'espèce se cantonne dans les formations ombrophiles d'altitude au-dessus de 900 m, principalement sur le versant au vent, secteur Est de la chaîne centrale, dans le massif du Mt Ooumu et plus rarement sur le versant sous le vent, dans le secteur NW de Haatuatua. Paraît donc d'assez grande extension, mais en très faible densité; de tempérament plutôt hygrophile, on la rencontre sur des pentes à *Weinmannia-Freycinetia*, plus rarement en station franchement néphéléphile, en forêt sous-crêtale à *Cyathea-Ilex*.

AFFINITÉS — Espèce tout à fait remarquable et unique parmi les espèces marquisiennes; s'en distingue immédiatement par ses grandes feuilles coriaces, ses inflorescences pauciflores

compactes à axes robustes, ses grandes fleurs pubescentes et ses fruits à endocarpe pubescent. Ses affinités sont alors à rechercher parmi les taxons des îles Hawaii. Néanmoins, il paraît difficile, en l'absence de fruits mûrs, de se prononcer clairement sur l'appartenance de cette espèce à une des sections de l'ex-genre *Pelea* (STONE, 1969). En effet, si la présence d'un endocarpe pubescent élimine les sections *Cubicarpa* Stone et *Pelea* caractérisées par un endocarpe glabre, le rattachement aux sections *Apocarpa* Stone ou *Megacarpa* Stone, n'en est pas évidente pour autant. De la première, elle se distingue par une capsule non franchement apocarpique, avec les loges soudées basalement au moins sur 1/4 ou 1/5 de leur hauteur et faiblement lobée ; de la seconde, elle se sépare par la taille nettement inférieure des fruits, caractère la rapprochant de la section *Pelea*.

BIBLIOGRAPHIE

BROWN, F. B. H., 1935. — Flora of Southeastern Polynesia. III. Dicotyledons. *Bernice P. Bishop Mus. Bull.* 130, 386 p., 70 fig., 9 pl.

DRAKE DEL CASTILLO, E., 1892. — *Flore de la Polynésie Française. Description des plantes vasculaires qui croissent spontanément ou qui sont généralement cultivées aux îles de la Société, Marquises, Pomotou, Gambier et Wallis.* XXIX + 352 p., 1 carte. G. Masson, Paris.

FLORENCE, J., 1985. — Sertum polynesicum I. *Plakothira* Florence (*Loasaceae*), genre nouveau des Marquises. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 7, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 239-245.

FLORENCE, J., 1986. — Sertum polynesicum II. *Rubiaceae* nouvelles des îles Marquises. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 7, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 3-11.

FLORENCE, J. & STUESSY, T. F., 1988. — Sertum polynesicum III. Un *Bidens* (*Asteraceae*) nouveau de l'île de Nukuhiva (Marquises, Polynésie Française). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 10, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 121-125.

HARTLEY, T. G. & STONE, B. C., 1989. — Reduction of *Pelea* with new combinations in *Melicope* (*Rutaceae*). *Taxon* 38 (1) : 119-123.

STONE, B. C., 1969. — The genus *Pelea* A. Gray (*Rutaceae* : *Evodiinae*). A Taxonomic Monograph (Studies in the Hawaiian *Rutaceae* 10). *Phanerogamarum Monographiae* III. VIII + 180 p., 70 fig., 9 pl., 22 cartes. J. Cramer, Lehre.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 37-41.

New species and combinations in *Allomorphia*, *Phyllagathis*, and *Sporoxeia* (*Melastomataceae*) in Indo-China

C. HANSEN

Summary : Preliminary to future generic revisions in the *Melastomataceae* and to the writing of the family to the Flore du Cambodge, du Laos et du Viêt-nam sixteen new species and three new combinations in the *Sonerileae* of Indo-China are presented.

Résumé : Description de 16 espèces nouvelles et établissement de trois combinaisons nouvelles dans les *Melastomataceae-Sonerileae* d'Indochine, préalablement à la publication de révisions de plusieurs genres et au traitement de la famille pour la Flore du Cambodge, du Laos et du Viêt-nam.

Carlo Hansen, The Botanical Museum, Gothersgade 130, DK-1123, Copenhagen K, Denmark.

My studies of the *Melastomataceae* in S. E. Asia have shown that 17 genera belonging to the *Sonerileae* s.l. (i.e. including the *Oxysporeae,* VLIET, 1981) occur in the area of the Flore du Cambodge, du Laos et du Viêt-nam. They are given in the following list which also shows for each genus the total number of species in the area and the number of new species there (the figure before and after the oblique stroke respectively), and which genera I have revised.

Allomorphia Blume 7/4
Aschistanthera C. Hansen 1/1 (HANSEN, 1987*a*)
Barthea Hook. f. 1/0 (HANSEN, 1980)
Blastus Lour. 4/0 (HANSEN, 1982)
Bredia Blume 1/0
Fordiophyton Stapf 1/0
Kerriothyrsus C. Hansen 1/0 (HANSEN, 1988*a*)
Ochthocharis Blume 1/0 (HANSEN & WICKENS, 1981)
Oxyspora DC. 1/0
Phyllagathis Blume 14/9
Plagiopetalum Rehder 1/0 (HANSEN, 1988*b*)
Poilannammia C. Hansen 4/4 (HANSEN, 1987*b*)
Sarcopyramis Wallich 1/0 (HANSEN, 1979)
Sonerila Roxb. not yet studied
Sporoxeia W. W. Smith 6/2
Stussenia C. Hansen 1/0 (HANSEN, 1985)
Vietsenia C. Hansen 4/4 (HANSEN, 1984, 1987*c*)

The accepted genera are a result of a comprehensive study of the *Sonerileae* in its whole area of distribution, even though I have concentrated on the material from S. E. Asia and Malesia.

It appears from the list that there are a number of new taxa in the material from Indo-China. The few new combinations are not shown. As loans to various herbaria will be returned before additional generic revisions can be finished, I present in this paper the new taxa and combinations in these, so that a number of unpublished names will not a accumulate in the herbaria.

Allomorphia bracteata C. Hansen, *sp. nov.*

Ad species cum glandibus hyalinis stellatis et antheris utriusque verticilli staminum unilobatis et bilocularibus pertinet. Bracteis grandibus fasciculum florum in apice ramulorum inflorescentiae subtendentibus facile distinguibilis; etiam serie pilorum in utroque latere sulci petiolaris manifesta.

TYPE : *Poilane 31577*, Indochine, Annam, sud-ouest de Tramy aux confins de la province de Quangnam près du village Moï de « Go-Oi » (holo-, P).

Allomorphia inaequata C. Hansen, *sp. nov.*

Sepalis hypanthio aequilongis et emergentibus hypanthialibus facile distinguibilis; etiam glandibus hyalinis non-stellatis, inflorescentia racemiformi antheris bilobatis et quadrilocularibus atque lobis coronae accrescentibus cuneiformibus distinguibilis.

TYPE : *Poilane 29694*, Indochine, Annam, Nui Bach Ma Station d'altitude près de Huê (holo-, P).

Allomorphia sulcata C. Hansen, *sp. nov.*

Hypanthio sulcato per aestivationem et anthesin facile distinguibilis; ad species cum glandibus hyalinis non-stellatis pertinet; stamina calcari dorsali minuto acuto et fissura ventrali opposita propria.

TYPE : *Poilane 31679*, Indochine, Annam, confins sud de la province du Quang Nam près du village Moï de « Mang Tra » (holo-, P).

Allomorphia parvifolia C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex parvus floribus solitariis vel geminatis et foliis parvis brevipetiolatis per jugum inaequalibus; ad species cum glandibus hyalinis non-stellatis pertinet; indumentum caulis pilis densis subadpressis pilis longis patentibus sparsis immixtis proprium.

TYPE : *Clemens 3897*, Indo-China, Annam, Mt. Bani, about 25 km from Tourane (holo-, P).

Phyllagathis brevipedunculata C. Hansen, *sp. nov.*

Herba brevipedunculata setis retroflexis in caule et in latere inferiore petiolorum (in latere superiore eorum autem setis longis crassis patentibus), bracteis ciliatis longipilosis, emergentibus in hypanthio atque antheris longicalcaratis.

TYPE : *Kerr 21197*, Laos, Wiengchan, Pu Tat (holo-, P; iso-, BM, K, L).

Phyllagathis dichotoma C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex dichotome ramosus indumento setarum in internodiis subadpressarum versus adscendentium, in nodiis autem patentium ad 6 mm longas atque cornibus crassissimis.

TYPE : *Poilane 27081*, Indochine, Tonkin, Le Pan Nhon près de Laï Chan (holo-, P).

Phyllagathis driessenioides C. Hansen, *sp. nov.*

Planta grandifoliosa dichasio simplici et hypanthio turbinato cum sepalis in limbum altum dilatatum connatis. A P. truncata *differt petiolis tantum leniter sulcatis, dichasio subsessile, hypanthio costato ad alato atque appendicibus staminum ventralibus filiformibus.*

TYPE : *Poilane 31882*, Indochine, Annam : confins sud de la province de Quangnam entre les villages de Moï de Hang-Tra et Dac-Ao (holo-, P).

Phyllagathis longicalcarata C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex ramosus emergentibus longis pilosis filiformibus ubique in hypanthio, calcari longo dorsali in antheris atque pilis longis in margine et latere interiore coronae.

TYPE : *Pételot 7099*, Tonkin, Chapa (holo-, P).

Phyllagathis prostrata C. Hansen, *sp. nov.*

Herba prostrata emergentibus distaliter in hypanthio pilis longis patentibus immixtis, bracteis latissimis pilosis per anthesin persistentibus atque connectivo infra thecas distincte extenso.

TYPE : *Poilane 30047*, Indochine, Annam, Quangtri Province, Dông Tam Pe (holo-, P).

Phyllagathis sessilifolia C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex glabratus internodiis compressis, foliis sessilibus vel subsessilibus atque pulvinis pilorum uniseriatorum in axillis foliorum.

TYPE : *Poilane 27614*, Indochine, Nui Bach Ma Station d'altitude de Huê (holo-, P).

Phyllagathis suberalata C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex ramosus glabratus foliis angustis plerumque inaequalibus atque floribus solitariis vel 2-3-lectis. Alis suberosis in ramis maturescentibus atque sepalis angustissimis glabris hypanthio duplo longioribus distinguibilis.

TYPE : *Poilane 29758*, Indochine, Annam, Nui Bach Ma Station près de Huê (holo-, P).

Phyllagathis subrotunda C. Hansen, *sp. nov.*

Herba subacaulescens petiolis retrorsum pilosis, laminis foliorum plusminusve orbicularibus et basi cordatis, thyrsa longipedunculata pauciflora, placentis sessilibus atque fructu cum depressione apicali inversa frustuliformi.

TYPE : *Tsang 29020*, Indo-China, Tonkin, Ha-coi, Taai Wong Mo Shan, near Chuk-phai (holo-, A ; iso-, C, E, K, P).

Phyllagathis tentaculifera C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex cortice cinerascente setis dense adpressis in ramulis junioribus, fasciculis florum brevipedunculatis paucifloriferis atque connectivo antherae crasso et elevato. Sepalis angustis hypanthio duplo longioribus, setis adpressis obtectis tantum distinguibilis.

TYPE : *Henry 10456*, China, Yunnan, Mengtse, Ti-ma near Iken Hsien (holo-, NY ; iso-, K).

Phyllagathis truncata C. Hansen, *sp. nov.*

Planta grandifoliosa dichasio simplici et hypanthio turbinato cum sepalis in limbum altum dilatatum truncatum et alatum connatis. A P. driessenioide *differt petiolis penitus sulcatis dichasio longipetiolato, hypanthio incostato atque appendicibus ventralibus staminum lobiformibus.*

TYPE : *Poilane 6544*, Indochine, Annam : Nord de Ninh Hoa pr. Nhatrang, versant sud-ouest de la Mère et l'enfant (holo-, P).

Sporoxeia blastifolia (Guillaumin) C. Hansen, *comb. nov.*

— *Anerincleistus blastifolius* GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. France 68 : 3 (1921).

Sporoxeia imparifolia C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex foliis sessilibus vel subsessilibus dimorphis et valde inaequabilibus atque pedunculis gracilibus et pedicellis longioribus.

TYPE : *Spire s.n.*, Laos (holo-, P).

Sporoxeia ochthocharioides C. Hansen, *sp. nov.*

Frutex internodiis brevibus, foliis leviter sed distincte triplinervibus atque ovario sine corona.

TYPE : *Pételot 7102*, Tonkin, Chapa, massif du Fan tsi Pan (holo-, P).

Sporoxeia petelotii (Merr.) C. Hansen, *comb. nov.*

— *Anerincleistus petelotii* MERR., Univ. Calif. Publ. Bot. 13 : 137 (1926).

Sporoxeia rosea (Guillaumin) C. Hansen, *comb. nov.*

— *Anerincleistus roseus* GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. France 68 : 4 (1921).
— *Pseudodissochaeta rosea* (GUILLAUMIN) MAXWELL, Gard. Bull. Singapore 35 : 216 (1983).

ACKNOWLEDGEMENTS : Thanks are due to Anne FOX MAULE who translated the diagnoses into Latin, and to the staff of the Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (P), who placed their rich material at my disposal. The following herbaria kindly lent me additional material : BM, C, E, K, L, NY.

REFERENCES

HANSEN, C., 1979. — A revision of the genus *Sarcopyramis* Wall. (*Melastomataceae*). *Bot. Tidsskr.* 73 : 177-183.

HANSEN, C., 1980. — A revision of *Barthea. Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 38 : 489-493.

HANSEN, C., 1982. — A revision of *Blastus* Lour. (*Melastomataceae*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 4, sect. B, *Adansonia*, n° 1-2 : 43-77.

HANSEN, C., 1984. — *Vietsenia* C. Hansen, a new genus of the *Melastomataceae* for Vietnam. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 147-156.

HANSEN, C., 1985. — *Stussenia*, a new genus in the *Melastomataceae*. *Willdenowia* 15 : 175-176.

HANSEN, C., 1987*a*. — *Aschistanthera*, a monotypic new genus for Vietnam (*Melastomataceae*). *Nord. J. Bot.* 7 : 653-654.

HANSEN, C., 1987*b*. — *Poilannammia* C. Hansen (*Melastomataceae*), a new genus of four species endemic to Vietnam. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 9, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 263-271.

HANSEN, C., 1987*c*. — *Vietsenia scaposa* C. Hansen, a new species of the *Melastomataceae* for Vietnam. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 9, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 259-261.

HANSEN, C., 1988*a*. — *Kerriothyrsus*, a new genus of the *Melastomataceae*. *Willdenowia* 17 : 153-157.

HANSEN, C., 1988*b*. — A revision of the genus *Plagiopetalum* Rehd. (*Melastomataceae*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 10, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 127-136.

HANSEN, C. & WICKENS, G. E., 1981. — A revision of *Ochthocharis* (*Melastomataceae*), including *Phaeoneuron* of Africa. *Kew Bull.* 36 : 13-29.

VLIET, G. J. C. M. VAN, 1981. — Wood anatomy of the palaeotropical *Melastomataceae*. *Blumea* 27 : 395-462.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 43-57.

Les *Ptaeroxylaceae* : espèces nouvelles du genre malgache *Cedrelopsis* et palynologie de la famille

J.-F. LEROY, D. LOBREAU-CALLEN & M. LESCOT

Résumé : Description de cinq espèces nouvelles de *Cedrelopsis* Baillon et données palynologiques concernant les *Ptaeroxylaceae*.

Summary : Description of five new species of *Cedrelopsis* and palynological data about the *Ptaeroxylaceae*.

Jean-François Leroy, Danielle Lobreau-Callen (C.N.R.S. et E.P.H.E.) et Michele Lescot (C.N.R.S.), Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La division des *Ptaeroxylaceae* en deux genres (*Cedrelopsis* et *Ptaeroxylon*) est assez conventionnelle. Elle repose essentiellement sur les caractères suivants (Fig. 1) :

Cedrelopsis :

— fleurs 5-mères à gynécée 3-5-mère,
— loges ovariennes 2-ovulées,
— feuilles spiralées,
— endémisme malgache.

Ptaeroxylon :

— fleurs 4-mères à gynécée 2-mère,
— loges ovariennes 1-ovulées,
— feuilles opposées paripennées,
— endémisme africain.

En fait, compte tenu des nouvelles espèces décrites ici, le genre *Cedrelopsis* doit être subdivisé en deux ensembles A et B représentés par *C. grevei, C. longibracteata, C. microfoliolata, C. procera* (**A**), et par *C. ambanjensis, C. gracilis, C. trivalvis* (**B**). Dans le groupe A les pétales sont valvaires, les fleurs très courtement stipitées ou subsessiles sont 5-mères. Dans le groupe B, les pétales sont souples et imbriqués dans l'aestivation, les fleurs sont longuement stipitées et 3-5-mères. Si les loges ovariennes des deux espèces du groupe B étaient 1-ovulées, elles devraient passer dans le genre *Ptaeroxylon*.

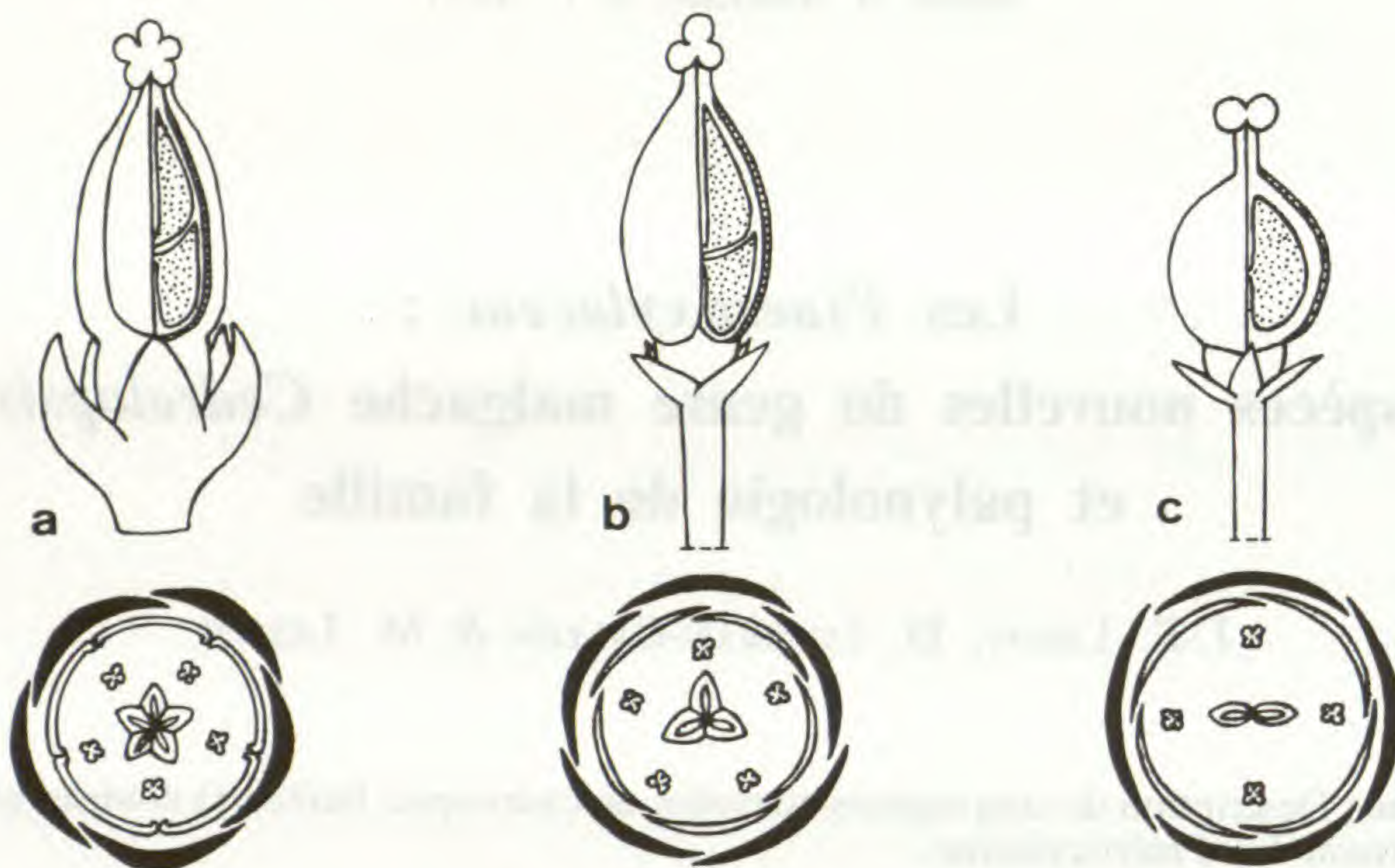


Fig. 1. — Variation de la fleur ♀ chez les **Ptaeroxylaceae** : **a**, *Cedrelopsis grevei* Baillon ; **b**, *Cedrelopsis trivalvis* J.-F. Leroy ; **c**, *Ptaeroxylon obliquum* (Thunb.) Radlk.

Le genre *Ptaeroxylon* Eckl. & Zeyh. d'Afrique se distingue essentiellement par ses feuilles opposées et ses fleurs régulières strictement 4-mères devenant 2-mères dans le dernier cycle. Avec ses carpelles 1-ovulés, c'est certainement l'organisme le plus évolué dans cette petite famille, mais les affinités sont très grandes entre ce genre et l'ensemble B du *Cedrelopsis* (ils ont en commun, notamment, le périanthe à pièces imbriquées et les fleurs stipitées à calice membraneux).

PALYNOLOGIE DES PTAEROXYLACEAE [1]

Le pollen de *Ptaeroxylon* (Fig. 2. *1-7*) n'avait fait l'objet d'aucune étude récente depuis celle d'ERDTMAN (1952). Il est isopolaire, subéquiaxe, tricolporé, réticulé. En moyenne, P = E = 28 μm. Les apertures sont composées ; le sillon est allongé et sa membrane régulièrement gemmuleuse. La marge est diffuse et peu distincte en microscopie photonique (Mph) notamment ; au microscope électronique à balayage (MeB) elle est rugulo-réticulée. L'exine est réticulée, les mailles du réseau sont anguleuses, irrégulières dans l'intercolpium ; elles présentent des petites verrues dans le fond.

Les deux espèces de *Cedrelopsis* connues antérieurement ont déjà été l'objet d'observations palynologiques : *C. grevei* (ERDTMAN, 1952) et *C. sp.* = *C. trivalvis* (OLTMANN, 1975 ;

1. Les techniques de montages palynologiques ont été assurées par N. D'AMICO (EPHE). Les observations au MeB ont été réalisées au Laboratoire d'Evolution des Etres organisés du CNRS.

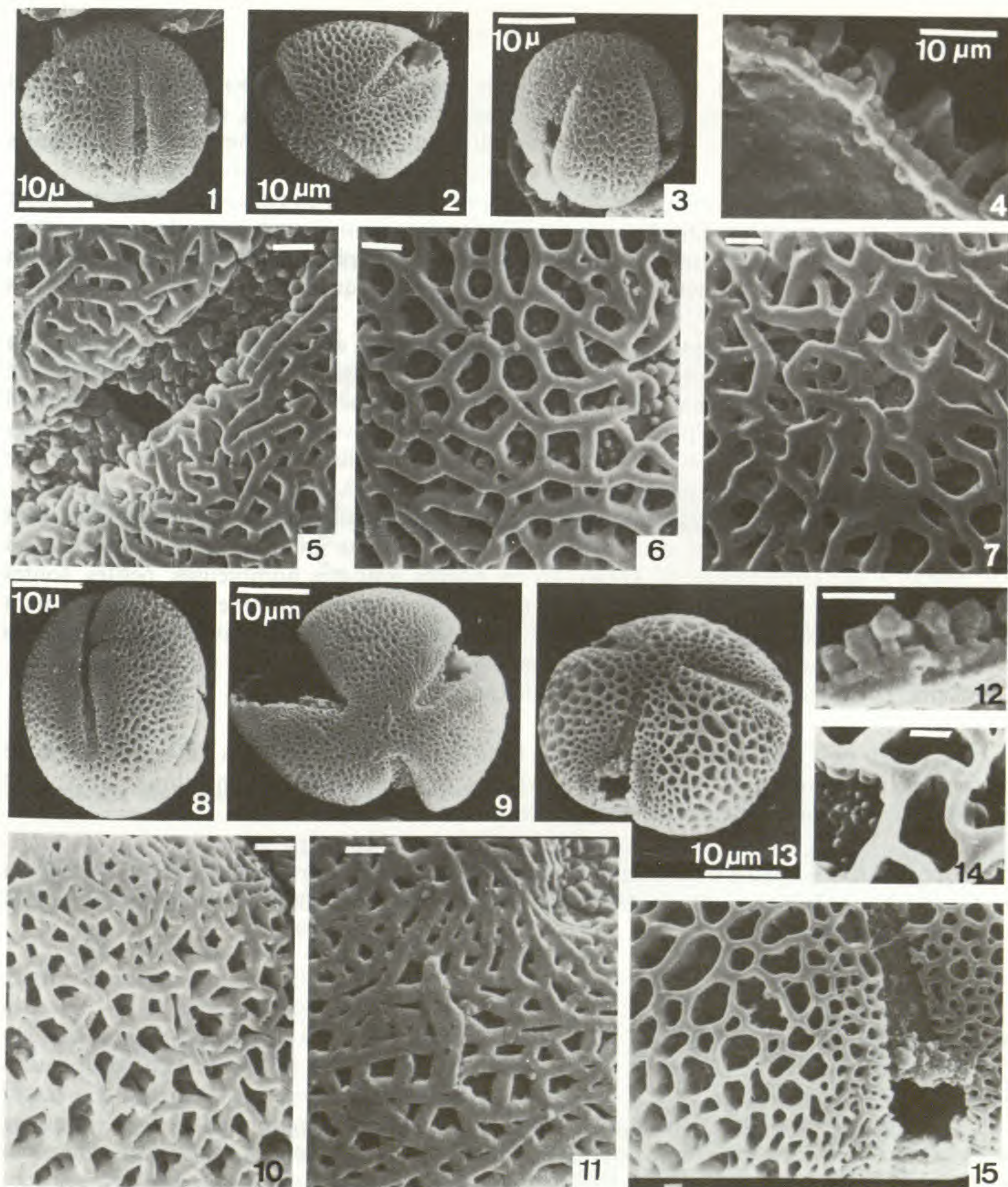


Fig. 2. — Pollens de *Ptaeroxylaceae* : **Ptaeroxylon obliquum** (Thunb.) Radlk. (*Story s.n.*, P) : **1**, aperture composée de face, marge diffuse peu marquée et légèrement rugulo-réticulée, membrane aperturale finement et régulièrement granuleuse ; **2**, vue polaire ; **3**, intercolpium ; **4**, cassure montrant la structure de l'exine ; **5**, membrane aperturale et marge diffuse ; **6**, détail du réseau au pôle, verrues dans le fond des mailles ; **7**, réseau à mailles irrégulières dans l'intercolpium. — **Cedrelopsis grevei** Baillon (*Capuron SF 29022*, P) : **8**, marge à la limite tectée perforée — finement réticulée ; **9**, vue polaire d'un grain à marge rugulo-réticulée ; **10**, exine dans un intercolpium ; **11**, détail de la vue polaire d'un grain à marge rugulo-réticulée ; **12**, structure de l'exine. — **C. trivalvis** J.-F. Leroy (*SF 7698*, P) : **13**, vue polaire oblique ; **14**, verrues dans les mailles ; **15**, marge réticulée, verrues dans les mailles. (Le trait d'échelle correspond à 1 µm, sauf indication).

STRAKA & FRIEDRICH, 1984). L'étude du pollen de trois des cinq espèces nouvelles décrites ici permet d'en mieux cerner la diversité dans l'ensemble du genre (Fig. 2, *8-15*; 6).

Les fleurs mâles seules ont un pollen normalement constitué et fertile; les fleurs hermaphrodites ou femelles produisent un pollen anormal et stérile.

Le pollen du genre *Cedrelopsis* est homogène, isopolaire, subéquiaxe, tricolporé, rarement tétracolporé (*C. grevei*) et réticulé.

A l'exception de *C. grevei* dont le pollen est un peu plus petit (P = E = 38 μm en moyenne), les grains de toutes les autres espèces ont pratiquement les mêmes dimensions moyennes (P = 44 μm; E = 42,5 μm).

Les apertures sont composées. Les ectoapertures sont à bords parallèles et nets. La membrane est épaisse et fortement granuleuse dans la région équatoriale, au-dessus de l'endoaperture. Les extrémités des sillons peuvent être faiblement ramifiées, de telle sorte qu'il y a tendance à la parasyncolpie. La marge est diffuse et diversement ornementée selon les espèces. L'endoaperture, très mal délimitée latéralement, est elliptique et de même largeur que le sillon. Cette aperture est particulièrement grande chez *C. grevei*.

L'exine est réticulée. Le réseau est simplicolumellé; les mailles assez peu nombreuses, sont anguleuses, généralement plus ou moins irrégulières, les plus grandes étant équatoriales, à l'exception d'une seule espèce, *C. grevei*, où les mailles sont très nombreuses, petites, toutes identiques tant aux pôles qu'à l'équateur. Le mur est droit chez *C. grevei* et parfois légèrement ondulé. Dans quelques espèces les mailles peuvent présenter des clavae plus ou moins nombreuses; chez ces mêmes espèces la sexine est nettement plus épaisse que dans les autres. La nexine est toujours moins épaisse que la sexine.

Le pollen de *Cedrelopsis* se distingue de celui de *Ptaeroxylon* par les différences de taille des pollens, la présence ou l'absence de marge distincte au Mph et la membrane aperturale épaissie ou non au-dessus de l'endoaperture.

Le genre *Cedrelopsis* n'était jusqu'à maintenant connu que par 2 espèces, *C. grevei* Baillon et *C. trivalvis* J.-F. Leroy. Nous décrivons ici 5 espèces nouvelles, ce qui nous entraîne à compléter la description du genre donnée par COURCHET en 1906 (p. 56).

CEDRELOPSIS Baillon

In GRANDIDIER, Hist. phys. nat. et polit. Madagascar XXXIV (4), Atlas II, *tab. 257* (1893); HARMS, *in* ENGL. & PRANTL, Natur. Pflanzenfam. 1, Aufl. Band 19b1 : 1-172 (1940); COURCHET, Ann. Inst. Colonial Marseille, ser. 2, IV : 29-118 (1906).

Arbuste ou arbre très aromatique, à feuilles alternes, à folioles entières, oblongues, brièvement pétiolées.

Inflorescences en thyrses ± cymeux. Fleurs polygames, régulières. Sépales 5, presque libres d'abord dans le bouton, imbriqués en quinconce, glanduleux. Pétales 5, glanduleux, beaucoup plus grands que le calice, valvaires ou imbriqués dans le bouton. Etamines 5,

alternant avec les pétales, à filets plus longs dans les fleurs ⚥. Disque intrastaminal se transformant ± en gynophore. Ovaire sessile, oblong, à 3-5 loges, avec un style court à stigmate apical dilaté, avec 2 ovules par loge, à micropyle interne et infère (apotrope).

Fruit composé de 3-5 carpelles se séparant suivant une colonne centrale ou columelle, puis déhiscents selon la suture intérieure. Graine mûre solitaire, avec parfois une graine rudimentaire abortive dans la même loge, exalbuminée avec parfois la présence d'un albumen vestigial. Embryon charnu, épais, à cotylédons plan-convexes, à radicule infère incurvée ascendante.

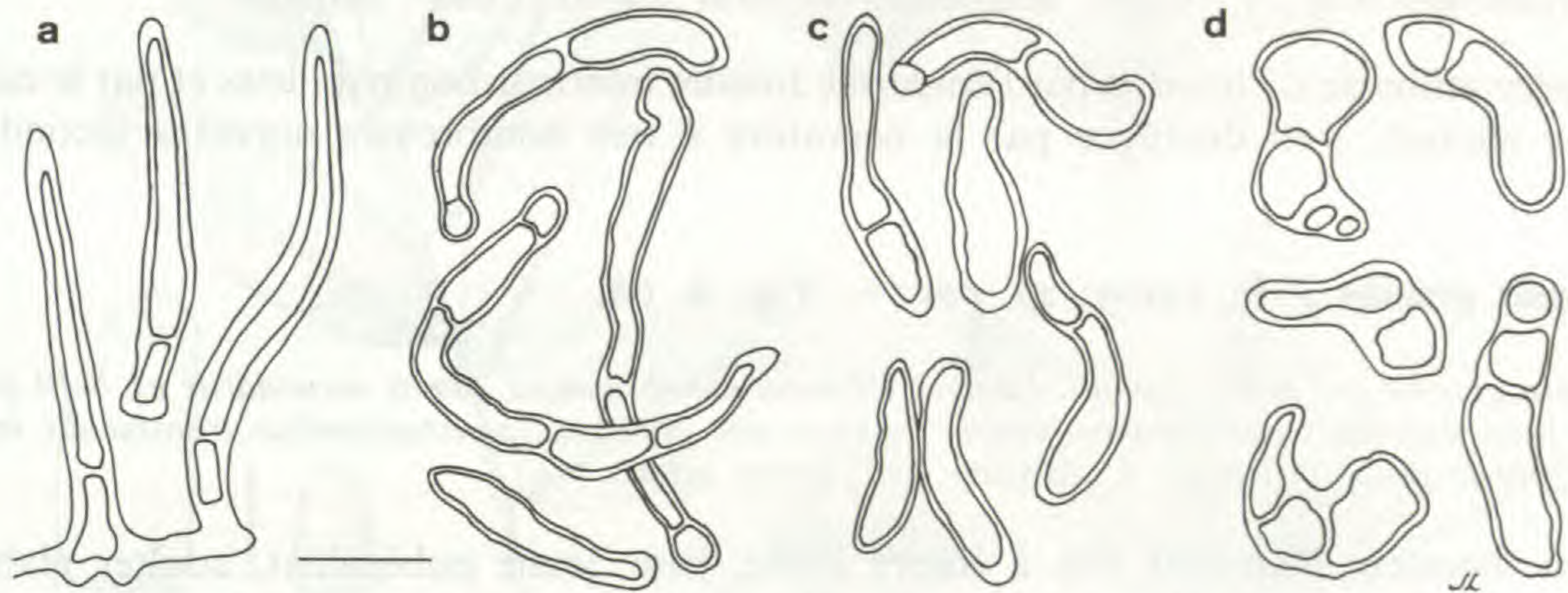


Fig. 3. — Trichome du calice des **Cedrelopsis** : **a**, *C. ambanjensis*; **b**, *C. longibracteata*; **c**, *C. microfoliolata*; **d**, *C. procera*. Echelle = 30 μm.

Cedrelopsis ambanjensis J.-F. Leroy, *sp. nov.* — Fig. 3, *a*; 4, *a-d*.

Folia cum 7-10 paribus foliolorum; foliola nervis secundariis numerosis (15-20 paribus), lamina infra non papillosa, punctuationibus globulosis manifeste in sicco translucidis. Sepalorum trichomata elongata erecta apice acuta basi articulata; C. trivalvi J.-F. Leroy *affinis.*

Arbre. Rameaux très robustes à écorce brun clair, striée, jeunes pubérulents, adultes glabres à glabrescents à poils blancs dressés, couverts de lenticelles elliptiques, claires. Feuilles alternes, à 7-10 paires de folioles de 18-25 × 8-10 cm. Folioles à limbe chartacé, longuement ové à elliptique oblong, de 4-6 × 1,5-2 cm, dissymétrique aigu à obtus à la base, émarginé au sommet, légèrement ondulé sub-révoluté sur les bords, brun sur le sec et brillant sur les deux faces, non papilleux en dessous, glabre à glabrescent à petits poils blancs plus ou moins recourbés sur la nervure médiane, à ponctuations translucides, globuleuses, denses, très distinctement visibles par transparence. Nervure médiane en fine arête en dessus; nervures secondaires fines, très nombreuses, 16-22 paires, très marquées sur les deux faces; réticulum en mailles très serrées visibles des deux côtés. Pétiole de 3-4 cm, glabre à glabrescent; pétiolules subnuls, de 1 mm, glabres à glabrescents.

Inflorescences inconnues.

Infrutescences en thyrses courts. Bractéoles largement triangulaires aiguës, coriaces, charnues, de 1,5 mm, pubérulentes extérieurement, glabres à glabrescentes intérieurement. Fruit à 5 valves lobées à la base, de 2 × 0,8-1,0 cm, brun clair, à finement pubescent à petits

poils blancs, raides, dressés ; calice persistant, à lobes épais, triangulaires aigus, couvert d'un tomentum de poils blancs assez longs, unicellulaires, aigus au sommet ; gynophore de 2 mm ; pédoncule court, massif de 0,5-0,7 cm, pubescent. Graine ailée de 1,8-2 cm ; embryon de 6-8 mm, cotylédons elliptiques, superposés, à radicule infère, latérale, de 3 mm.

TYPE : *Service Forestier 4057 SF*, Madagascar, Bekaka-Ambanja, 20.10.1951, fr. (holo-, P).

PARATYPE : *Service Forestier 11126 SF*, Bora-Analalava, 15.10.1954, stér. (P).

DISTRIBUTION (Fig. 7) : Ouest, Sambirano. — NOM VERNACULAIRE : katrafay.

Espèce affine de *C. trivalvis* par l'épiderme foliaire inférieur non papilleux et par le calice à trichome allongé ; s'en distingue par la nervation à très nombreuses nervures secondaires.

Cedrelopsis gracilis J.-F. Leroy, *sp. nov.* — Fig. 4, *i-k*.

Planta gracilis sed habitu ignoto. Lamina foliorum membranacea, nervis secundariis ex 8-10 paribus utrinque bene visibilibus constantibus, inferne in sicco non papillosa, punctuationibus translucidis in sicco bene visibilibus dense instructa ; C. trivalvi J.-F. Leroy *affinis.*

Port inconnu. Rameaux fins à écorce claire, lisse, jeune pubérulent, adultes glabres à glabrescents à petits poils blancs dressés. Feuilles alternes, à 6-8 paires de folioles opposées ou alternes, de 7-10 × 3-6 cm. Folioles à limbe finement membraneux, ové-oblong, de 2-5 × 0,8-1,5(-2) cm, dissymétrique aigu à la base, émarginé au sommet, sub-révoluté sur les bords, mat en dessus, plus clair et non papilleux en dessous, glabre à glabrescent à poils blancs raides ou recourbés sur la nervure médiane des deux côtés et sur la marge, ondulé sur les bords ; ponctuations translucides arrondies et elliptiques de petite taille, très denses, bien visibles sur le sec par transparence. Nervure médiane plate à légèrement saillante en dessus ; nervures secondaires 8-10 paires, bien visibles des deux côtés ; réticulum en mailles assez lâches ± visibles en dessous. Pétiole très grêle de 2,5-3 cm, velu ; rachis à arête très marquée en dessus, pubérulent ; pétiolules de 1-3 mm, velus, à poils blancs hirsutes raides ou recourbés, à glabrescents.

Inflorescences inconnues.

Infrutescences en thyrses grêles. Fruit à 2-3 valves, obové, arrondi à la base et abruptement atténué, de 2 × 1 cm, brun clair, à nombreuses ponctuations translucides, glabre ; calice non vu sur les herbiers (caduc ?) ; gynophore de 0,5-1 mm ; pédoncule grêle, filiforme de 10-15 mm, épais de 0,4 mm. Graine ailée de 1,8 cm ; embryon de 5 mm, cotylédons elliptiques, superposés, à radicule infère, latérale, de 1,8 mm.

TYPE : *Service Forestier 12292 SF*, Madagascar, forêt de Tanambao, 14.12.1954, fr. (holo-, P).

PARATYPE : *Service Forestier 12271 SF*, forêt de Tanambao, Morondava, 13.12.1954, stér. (P).

DISTRIBUTION (Fig. 7) : Ouest. — NOM VERNACULAIRE : mampandry.

C. gracilis, espèce de la région de Morondava affine de *C. trivalvis* et de *C. ambanjensis* par l'absence de papilles à la face inférieure des feuilles, s'en distingue par sa nervation.

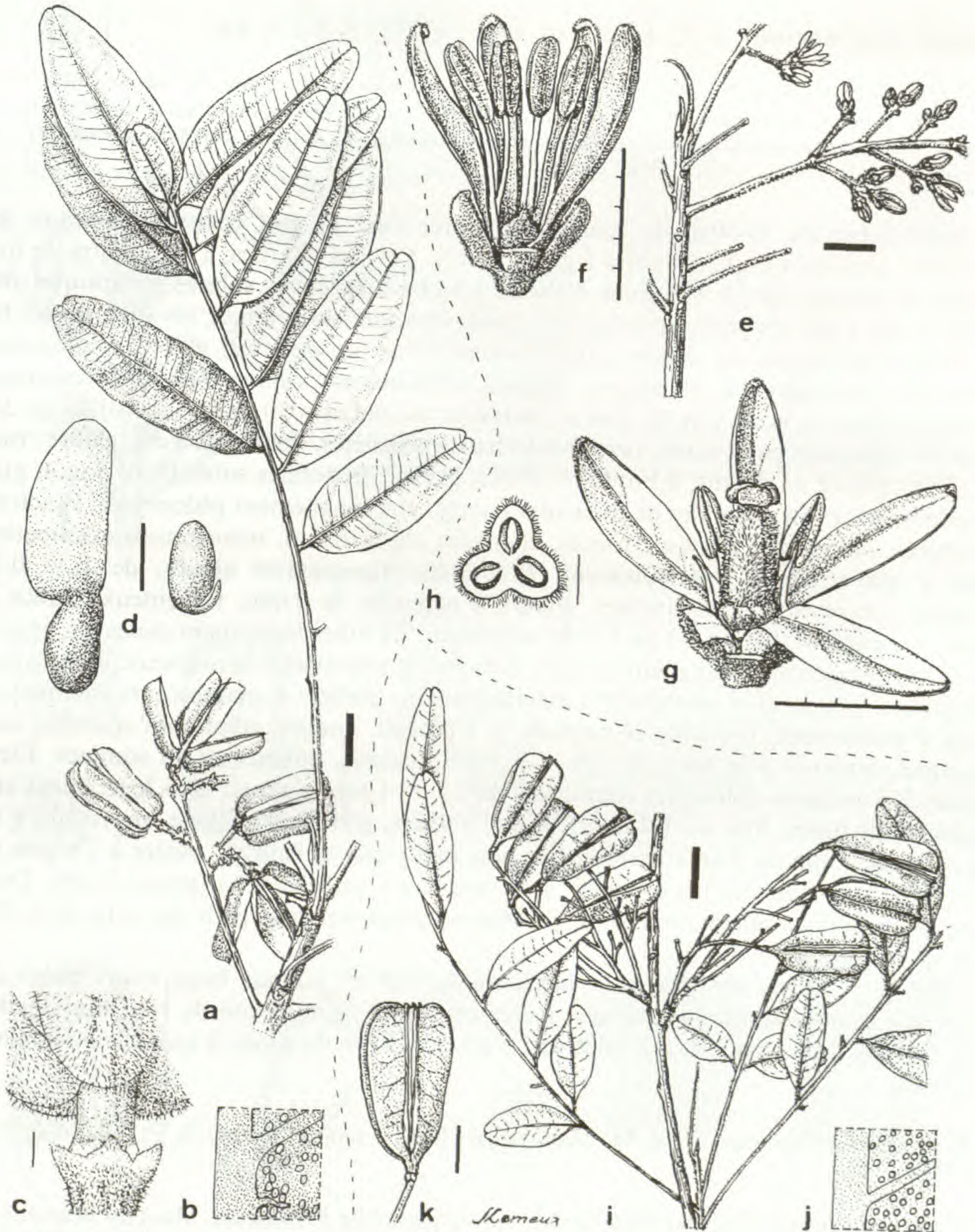


Fig. 4. — **Cedrelopsis ambanjensis** J.-F. Leroy : **a**, rameau fructifère ; **b**, ponctuations du limbe vues par transparence ; **c**, base du fruit ; **d**, graine et embryon. (a-d, *4057 SF*). — **C. procera** J.-F. Leroy : **e**, inflorescences ; **f**, fleur ♂, un sépale et un pétale enlevés ; **g**, fleur ♀, un sépale et un pétale enlevés ; **h**, CT ovaire. (e-h, *Humbert & Capuron 24031*). — **C. gracilis** J.-F. Leroy : **i**, rameau fructifère ; **j**, ponctuations du limbe vues par transparence ; **k**, fruit. (g-k, *12292 SF*). Echelles : a, e, i = 1 cm ; d, f-g, k = 5 mm ; c, h = 1 mm.

Cedrelopsis longibracteata J.-F. Leroy, *sp. nov.* — Fig. 3, *b*; 5, *a-g*.

Arbor magna, 15-20 m alta. Inflorescentiae bracteis oblongis acutis coriaceis carnosis insignibus, 5-10 mm longis. Lamina foliolorum infra in statu sicco papillosa, dense punctuationibus translucidis instructa. Sepalorum trichomata elongata plus minusve erecta tortiliaque ex 2-4 articulis constantia; a C. microfoliolata J.-F. Leroy, *calyce tenui differt.*

Grand arbre de 15-30 m de hauteur à écorce lisse et peu épaisse. Rameaux jeunes pubérulents, adultes robustes, glabres à glabrescents. Feuilles alternes, à 8-10 paires de folioles opposées ou alternes, de 12 × 3-5 cm. Folioles à limbe subcoriace, subové à elliptique oblong, de 2-3,2 × 0,5-1 cm, dissymétrique aigu à la base, émarginé au sommet, révoluté sur les bords, brun brillant en dessus sur le sec, grisâtre et papilleux en dessous, glabre, à ponctuations translucides, arrondies ou elliptiques, denses, difficilement observables par transparence. Nervure médiane en arête vive en dessus; nervures secondaires 10 paires, invisibles en dessus, légèrement marquées en dessous; nervures tertiaires obsolètes. Pétiole de 3 cm, glabre; rachis à arête très marquée en dessus, à bords révolutés, glabre; pétiolules subnuls, de 1 mm, glabres.

Inflorescences en panicules de fascicules ferrugineux longuement pédonculés. Bractées très développées, oblongues, aiguës, coriaces, charnues, de 5-10 mm, tomenteuses extérieurement, glabres à glabrescentes intérieurement. Bractéoles triangulaires aiguës, de 1 × 0,3 mm, densément tomenteuses-ferrugineuses. Fleurs à pédicelle de 3 mm, tomenteux. Calice de 1-1,5 mm × 2 mm, 5-lobé sur 1/2 ou 1/3 de sa hauteur, les lobes légèrement concaves, épais mais non charnus, largement triangulaires aigus, densément tomenteux-ferrugineux, à longs poils 1-4-cellulaires, ± apprimés enchevêtrés extérieurement, glabres à glabrescents intérieurement. Corolle à préfloraison indupliquée-valvaire, à 5 pétales, minces, elliptiques spatulés, cucullés au sommet, atténués à la base, de 7-8 × 2-3 mm, glabres, pubescents au sommet. Fleur ♂ : étamines 5, à anthères oblongues elliptiques, de 2,5 × 1 mm, glabres; filets légèrement amincis au sommet, de 6 mm, fixés au 1/4 inférieur de l'anthère, glabres. Pistillode très réduit, à disque en anneau, de 1 mm de diamètre. Fleur ♀ : plus petite que la fleur ♂; ovaire à 5 loges, côtelé, ovoïde de 2-3 mm, pubescent, bi-ovulé; style très court, pubescent; stigmate 5-lobé. Disque à la base de l'ovaire circulaire de 0,5 mm de hauteur. Androcée plus petit que celui de la fleur ♂. Fleurs ⚥ inconnues.

Fruit à 5 valves renflées à la base, de 1,5-1,8 × 1,2 cm, brun clair, pubérulent à nombreuses ponctuations translucides; calice persistant; gynophore de 1-1,5 mm; pédoncule fin, de 2-4 mm, pubescent. Graine ailée de 1,5 cm; embryon de 4 mm, à radicule infère, latérale, de 1,5 mm.

Type : *Service Forestier 13506 SF*, Madagascar, Ilandy, forêt ("Elandy"), Ft. Dauphin, 7.5.1955, bout. (holo-, P).

Paratypes : *Service Forestier 8859 SF*, Nord de la presqu'île de Masoala, Mont du Beanjada, 800 m, 16.1954 (fr.); *14857 SF*, forêt d'Ilandy, Mahatalaky, Ft. Dauphin, 7.9.1955 (bout., fl.); *19544 SF, ibid.*, 200 m, 18.9/20.10.1959 (bout., fr.). — Tous P.

Distribution (Fig. 7) : Est. — Noms vernaculaires : kafatra, katrafay.

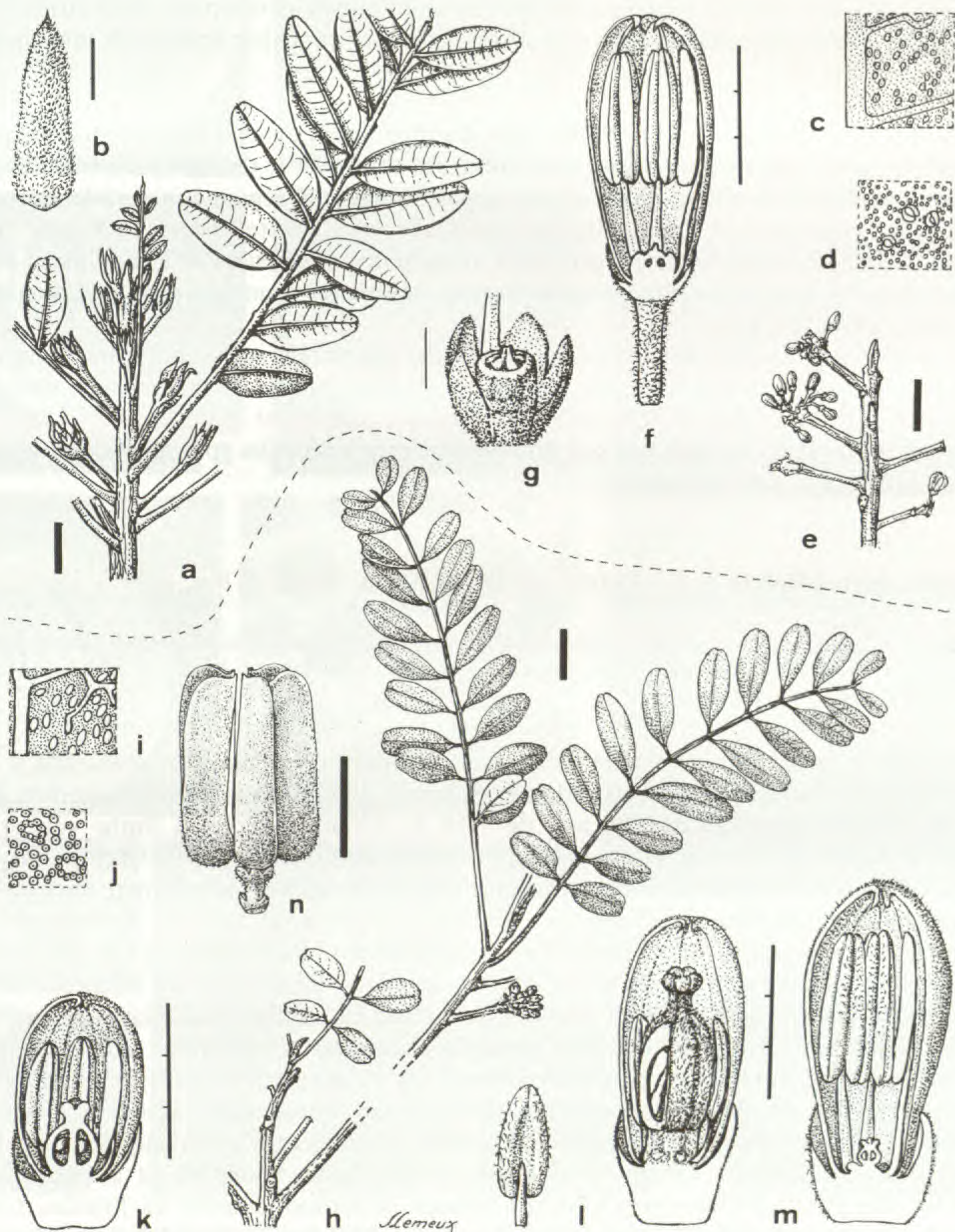


Fig. 5. — **Cedrelopsis longibracteata** J.-F. Leroy : **a**, rameau ; **b**, bractée ; **c**, ponctuations du limbe vues par transparence ; **d**, papilles et stomates du limbe, face inférieure ; **e**, fragment d'inflorescence ; **f**, bouton ♂ ; **g**, pistillode. (a-d, *13506 SF* ; e-g, *14857 SF*). — **C. microfoliolata** J.-F. Leroy : **h**, rameau inflorescentiel en boutons ; **i**, ponctuations du limbe vues par transparence ; **j**, grossissement des papilles et stomates du limbe, face inférieure ; **k**, CL bouton ♀ ; **l**, CL bouton ♀ et anthérode ; **m**, CL bouton ♂ ; **n**. fruit. (h-j, *Capuron 8492 SF* ; k-m, *Capuron 28288 SF* ; n, *28514 SF*). Echelles : a, e, h, n = 1 cm ; b, f, k-m = 3 mm ; g = 1 mm.

Espèce de forêt humide, remarquable par ses bractées très développées de 5-10 mm, affine des espèces à épiderme papilleux mais s'en distinguant par son calice épais mais non charnu et son trichome allongé.

PALYNOLOGIE (Fig. 6, *6-11*). — Pollen subsphérique, généralement faiblement longiaxe; en moyenne P = 44,1 μm, E = 42,5 μm; trois apertures composées; triangle polaire de 10 μm en moyenne; membrane du sillon scabre et très épaissie hors de la région équatoriale, granuleuse au-dessus de l'endoaperture; marge diffuse, particulièrement nette finement réticulée; réseau simplicolumellé à grandes mailles légèrement irrégulières, anguleuses et à mur lisse; verrues présentes dans les mailles les plus grandes; couche columellaire un peu plus épaisse que celle du tectum; sexine de 1 μm.

Le pollen de *C. longibracteata* où la membrane aperturale est scabre hors de la région équatoriale, la marge finement réticulée, les mailles les plus grandes ornementées de verrues, est original par rapport à celui de deux autres espèces nouvelles dont le pollen a été étudié. Il se distingue de celui de *C. trivalvis* par son réseau où toutes les mailles sont fermées et seulement certaines présentant des verrues.

Cedrelopsis microfoliolata J.-F. Leroy, *sp. nov.* — Fig. 3, *c*; 5, *h-n*.

Frutex vel arbuscula, 5-10 m alta. Folia cum 8-14 paribus foliorum, foliolis minimis, dense punctatis, infra papillosis. Sepalorum trichomata adpressa tortiliaque dense distributa, 1-3 articulis constantia; articuli minimi rotundi apice dilatati.

Arbuste ou petit arbre de 5-10 m de hauteur, parfois en petit buisson. Rameaux à écorce brun clair striée, jeunes pubérulents, adultes glabres à glabrescents. Feuilles alternes, à 8-14 paires de folioles opposées ou alternes, de 7-16 × 3-5 cm. Folioles à limbe subcoriace à chartacé, ové-oblong à oblong elliptique, de très petite taille (1-2,5 × 0,3-0,7 cm), dissymétrique aigu à la base, émarginé au sommet, révoluté sur les bords, vert à brun mat en dessus, plus clair, grisâtre et papilleux en dessous, glabre à glabrescent sur la nervure médiane, ponctuations translucides, arrondies, denses, difficilement observables sur le sec. Nervure médiane plate à légèrement saillante en dessus; nervures secondaires 8-11 paires, rarement apparentes en dessus, ± visibles en dessous; réticulum en mailles assez lâches ± visibles en dessous. Pétiole de 1,5-3 cm, pubérulent ferrugineux ou parfois grisâtre; rachis à arête très marquée en dessus, pubérulent; pétiolules subnuls, de 1-2 mm, pubérulents, rarement glabres.

Inflorescences en thyrses pubérulents grisâtres ou ferrugineux. Bractéoles largement triangulaires aiguës, coriaces, charnues, de 2 mm, pubérulentes extérieurement, glabres à glabrescentes en dessous. Fleurs sessiles polygames, mâles, femelles et hermaphrodites, l'ensemble des pièces florales contenant des cellules sécrétrices comme les folioles. Calice à préfloraison imbriquée quinconciale, de 2,5-3 × 3 mm, 5-lobé sur 1/2 ou 1/3 de sa hauteur, les lobes très épais et charnus, triangulaires en forme de cuillère, de 2,5-3 × 3 mm, densément tomenteux, à poils pluricellulaires, courts, tortillés, enchevêtrés, ferrugineux et au sommet devenant blanc-grisâtre extérieurement, glabre à glabrescent intérieurement. Corolle à préfloraison indupliquée-valvaire, à 5 pétales elliptiques, cucullés au sommet, très atténués à la base, de 6-8 × 1,5-2 mm, courtement tomenteux sur la côte médiane et au sommet

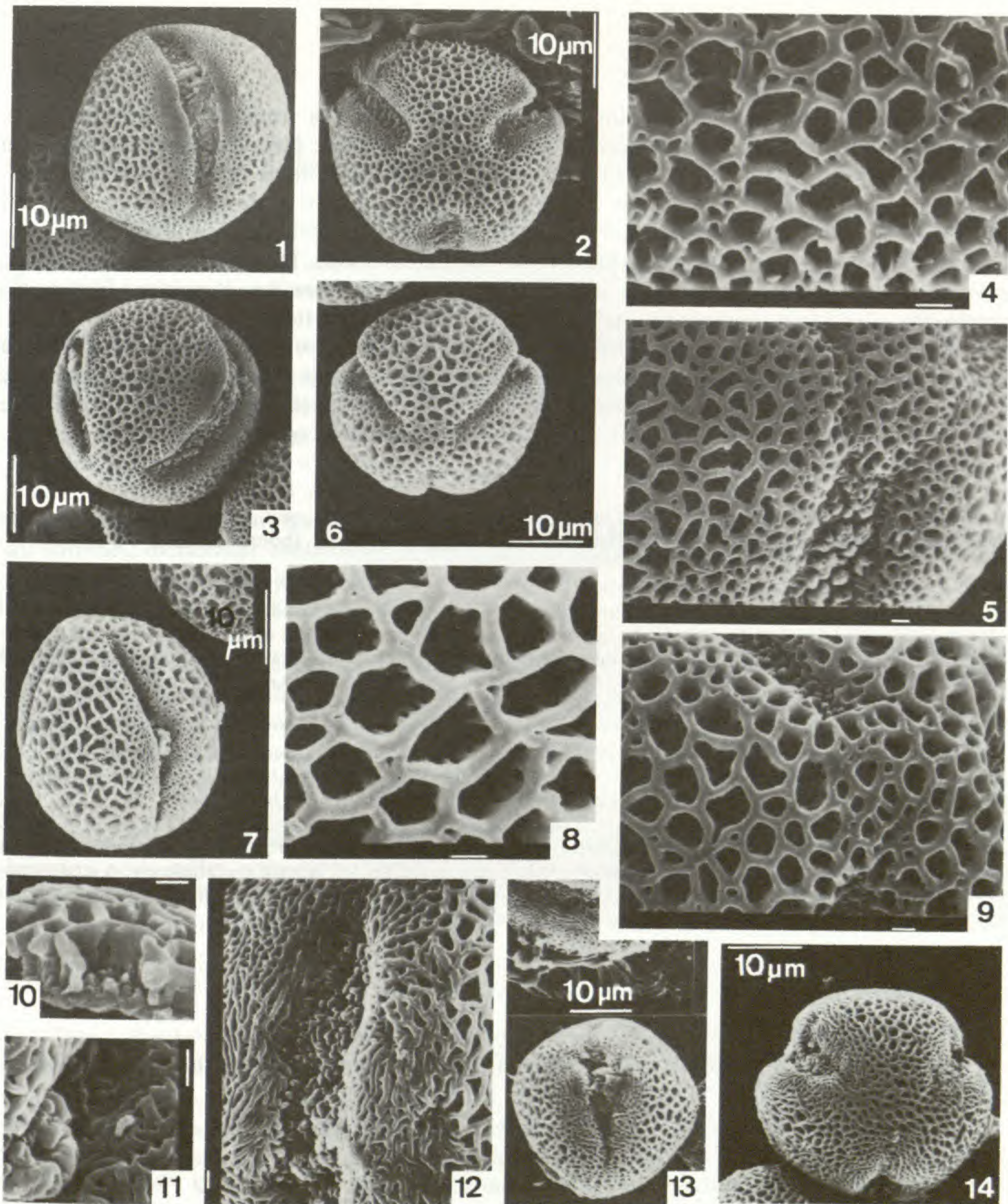


Fig. 6. — Pollens de **Cedrelopsis** : **C. microfoliolata** J.-F. Leroy (*Capuron 28288 SF*, P) : **1**, aperture composée de face, marge tectée, perforée ; **2**, vue polaire ; **3**, intercolpium ; **4**, réseau simplicolumellé ; **5**, détail d'un triangle polaire avec tendance à la parasyncolpie et membrane aperturale fortement granuleuse. — **C. longibracteata** J.-F. Leroy (*14857 SF*, P) : **6**, vue polaire ; **7**, intercolpium, marges finement réticulées et apertures composées ; **8**, réseau simplicolumellé ; **9**, vue polaire, mailles dépourvues d'ornementation au centre et membrane aperturale nettement finement granuleuse ; **10**, structure de l'exine dans un intercolpium, mailles les plus grandes présentant de courtes clavae ; **11**, ornementation granuleuse de la membrane sur l'endoaperture. — **C. procera** J.-F. Leroy (*Humbert & Capuron 24031*, P) : **12**, marge rugulo-striée, mailles dépourvues de clavae et membrane aperturale densément finement granuleuse ; **13**, aperture vue de face ; **14**, vue polaire. (Le trait d'échelle correspond à 1 µm, sauf indication).

extérieurement, glabre intérieurement. Fleur ♂ : étamines 5 à anthères de grande taille, elliptiques, de 2,5 × 1 mm, glabrescentes à petits poils tortillés; filets légèrement amincis au sommet, de 6 mm, fixés au 1/3 inférieur de l'anthère, glabres. Pistillode ± réduit, de 0,5-1 mm, à stigmates bien développés. Disque à la base du pistillode lobé, à lobes dentelés entre les étamines, de 1 mm de diamètre. Fleur ♀ : ovaire à 2-5 loges, côtelé, ovoïde, long de 2-3 mm, pubescent, bi-ovulé; style très court, pubescent; stigmate 2-5 lobé. Disque à la base de l'ovaire, circulaire, de 0,5 mm de hauteur. Staminodes plus petits que les étamines. Fleurs ⚥ : semblables aux fleurs unisexuées mais plus réduites, non fonctionnelles.

Fruit à 2-5 valves renflées cordées à la base, de 1,5-2 × 1,4-1,8 cm, brun clair, à nombreuses ponctuations translucides, finement velouté à petits poils recourbés; périanthe persistant; gynophore de 0,5 mm; pédoncule massif, très court (0,5 mm), pubescent. Graine ailée de 1,3 cm; embryon de 6 mm, à cotylédons elliptiques, superposés; radicule infère, latérale, de 2 mm.

TYPE : *Service Forestier Capuron 28514 SF*, Madagascar, ouest (sud), vestige de forêt tropophylle très dégradée à 20 km environ au sud de Beraketa, 18.12.1968, bout., fr. (holo-, P; iso-, P).

PARATYPES : *Bosser 3778*, Imanombo, 11.1952 (fr.); *Decary 9314*, Ambovombe, 9.12.1930 (fr.); *Humbert 12730*, Mont Vohitrosy, vallée moyenne de la Mandrare près Anadabolava, 800-850 m, 12.1953 (stér.); *12766 bis*, Amboangy, vallée de la Mandrare, Manombolo, N.W. Maroaomby, Betsioky, 300-400 m, 12.1933 (stér.); *13013 ter, ibid.*, env. Isomono, confluent de la Sakamalio, 400-900 m, 12.1933 (stér.); *13784*, Mananara affl. Mandrare, Andohahela et Elakelaka, entre Ampahiso et Mahamavo, 400-700 m, 1.1934/2.1934 (bout.); *Service Forestier 330 SF*, Ampijoroa P.12, 15.5.1952 (stér.); *4544 SF*, Ankomaka, Tuléar, 26.1.1952 (stér.); *4975 SF*, Ampijoroa, Majunga, 24.5.1952 (bout.); *5295 SF*, Bedaro, Vohimainty Behara, Ft Dauphin, 19.4.1952 (bout.); *6670 SF*, Ankaraobato, Morondava, 23.12.1952 (stér.); *7337 SF*, Ampijoroa, Maroosa, 24.4.1953 (bout.); *8233 SF*, Ankotrofotsy, Belo/Tsiribihina, 6.1.1953 (bout.); *Capuron 8492 SF*, Bevilany, Ambovombe, 23.9.1953 (bout., fr.); *12875 SF*, forêt d'Angavo, Ambovombe, 18.5.1954 (bout.); *12876 SF*, Vohimena, Ambovombe, 18.5.1954 (bout.); *20096 SF*, Montagne des Français, Diego Suarez, 26.11.1958 (fr.); *26045 SF*, forêt d'Analamaribe près Analamary, Inafaky, Betroka, 3.3.1966 (bout., fr.); *Capuron 28288 SF*, Massif du Vohipary, Andalatanosy, entre Antanomora et Beraketa, 15.9.1968 (fl.); *28525 SF*, route de Tsihombe-Faux-Cap, à quelques km au sud d'Ankorakosy, 17.12.1968 (fr.). — Tous P.

DISTRIBUTION (Fig. 7) : Centre, ouest, sud. — NOMS VERNACULAIRES : katrafay lahy, katrafay mafana, manarin toloho, maninjo, manizo, mantaora, tamotamohazo.

Espèce à large répartition, caractérisée par ses nombreuses folioles de très petite taille.

PALYNOLOGIE (Fig. 6, *1-5*). — Pollen subsphérique, généralement faiblement longiaxe; en moyenne P = 44,1 μm, E = 42,5 μm; trois apertures composées; triangle polaire de 14 μm environ; membrane aperturale épaissie tout particulièrement au-dessus de l'endoaperture et très fortement granuleuse sur toute sa longueur; marge diffuse, tectée perforée notamment dans la région équatoriale du pollen; réseau simplicolumellé à mailles anguleuses très irrégulières et à mur droit et lisse; couche columellaire de même épaisseur que celle du tectum; sexine de 0,5 μm.

C. microfoliolata se distingue palynologiquement de *C. procera* par sa membrane aperturale nettement épaissie et granuleuse, et de *C. longibracteata* par sa marge tectée perforée remarquable dans la région équatoriale.

Cedrelopsis procera J.-F. Leroy, *sp. nov.* — Fig. 3, *d*; 4, *e-h*.

Arbor magna usque 25 m alta, 40 cm diametro. Ramuli cortice sublaevi valde rhytidomatoso. Sepalorum trichomata adpressa tortiliaque dense distributa, cum aliquot articulis irregularibus plus minusve dilatatis, apice valde deminutis. Ovarium cum (2)-3 loculis; a C. microfoliolata J.-F. Leroy *petalis 8-10 mm longis, 2-3 mm latis petalorum nervatione bene visibili differt.*

Grand arbre de 10-25 m de hauteur et 40 cm de diamètre, à écorce sub-lisse et rhytidomes se détachant en longues plaques minces.

Espèce connue seulement par ses inflorescences en thyrses pubérulents grisâtres ou ferrugineux. Bractéoles largement triangulaires aiguës, coriaces, charnues, de 2 mm, pubérulentes extérieurement, glabres à glabrescentes intérieurement. Fleurs à pédicelle épais, court, de 1-2 mm, tomenteux. Calice à préfloraison imbriquée quinconciale, de 3-3,5 × 3 mm, 5-lobé sur 1/3 ou 1/2 de sa hauteur, les lobes concaves, très épais, charnus, largement triangulaires, aigus au sommet, densément tomenteux, à poils pluricellulaires très courts et enchevêtrés gris ou roux extérieurement, glabre à glabrescent intérieurement. Corolle à préfloraison indupliquée-valvaire, à 5 pétales minces, elliptiques, atténués aigus cucullés au sommet, spatulés longuement atténués à la base, de 8-10 × 2-3 mm, à nervation large, pubescents-roux extérieurement sur la côte médiane et au sommet, glabres intérieurement. Fleur ♂ : étamines 5, plus courtes que les pétales à l'anthèse; anthères de grande taille, elliptiques, de 2,5 × 1 mm, glabres, non mucronées au sommet; filets légèrement amincis au sommet, de 5,5-6 mm, fixés au 1/3 inférieur de l'anthère, glabres (parfois à quelques poils épars et à petites granulations blanches). Pistillode très réduit à un petit coussinet velu au sommet à poils raides ou tortillés. Disque à la base du pistillode en anneau, de 2 mm de diamètre. Fleur ♀ : ovaire à (2)-3 loges, côtelé, autant de côtes que de loges, rectangulaire de 3,5-4 × 2-2,5 mm, densément tomenteux hirsute à poils raides, roussâtres, 2 ovules par loge, style subnul de 0,5 × 0,2 mm; stigmate (2)-3-lobé, de 1,5 × 0,5 mm. Disque à la base de l'ovaire lobé, de 1 mm de hauteur, large de 2 mm. Staminodes à filets de 1,5-2 mm; anthérodes elliptiques de 2,2 × 0,8 mm, à quelques poils raides, épars. Fleurs ⚥ morphologiquement, non fonctionnelles, à androcée stérile de 3 mm de hauteur atteignant la base des stigmates; ovaire profondément lobé à ovules avortés.

Type : *Humbert & Capuron 24031*, Madagascar, vallée inférieure de l'Androranga, affluent de la Bemarivo (NE) aux environs d'Antongondriha, Mont Anjenabe, 500 m, 3-7.11.1950, fl. (holo-, P).

Paratypes : *Service Forestier 746 SF*, flancs sud de l'Anjenabe, vallée de l'Androranga, 500 m, 4.10.1950 (fl.); *780 SF, ibid.*, 8.11.1950 (fl.). — Tous P.

Distribution (Fig. 7) : Est. — Nom vernaculaire : valotra.

Essence assez abondante, atteignant de belles dimensions dans les vallons à sol profond et frais et de taille plus réduite dans les parties rocheuses. En forêt ombrophile sur gneiss, à 500 m d'altitude.

Palynologie (Fig. 6, *12-14*). — Pollen subsphérique; en moyenne P = 44,5 µm, E = 43 µm; trois apertures composées; triangle polaire de 11 µm environ, membrane du sillon

distinctement granuleuse, nettement plus fortement au-dessus de l'endoaperture; marge diffuse, rugulo-striée à mailles anguleuses; réseau simplicolumellé à mailles anguleuses, relativement régulières et à murs droits et lisses; couches columellaires de même épaisseur que celle du tectum; sexine de 0,5 μm.

C. procera est la seule espèce du genre à présenter un pollen avec une marge rugulo-striée. Il se distingue donc très nettement de celui de *C. microfoliolata* où la membrane aperturale est également granuleuse sur toute sa surface.

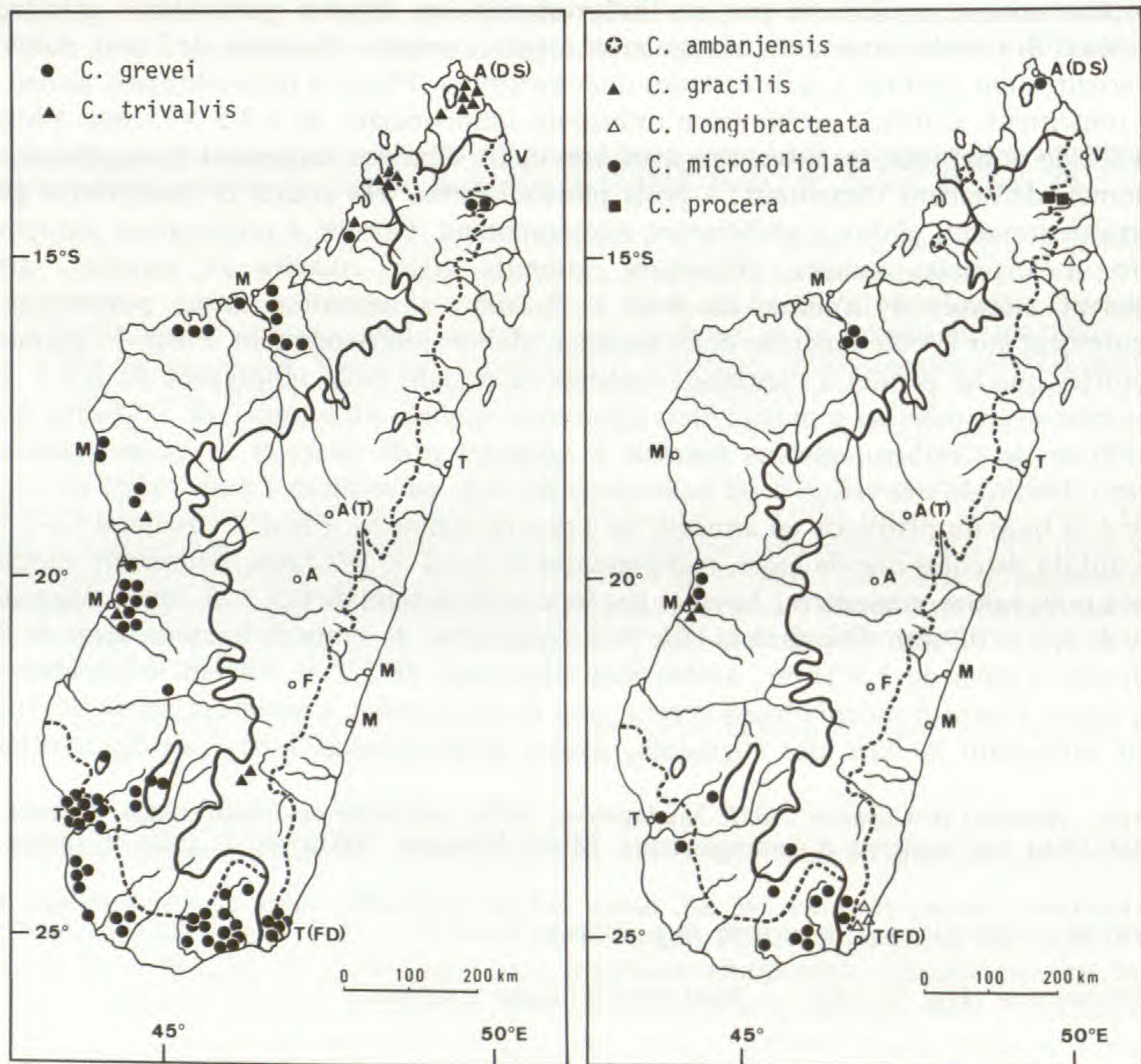


Fig. 7. — Carte de distribution des 7 espèces de **Cedrelopsis**.

BIBLIOGRAPHIE

ERDTMAN, G., 1952. — *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms.* (An introduction to palynology I). ALMQVIST & WIKSELL, ed., Stockholm, 539 p.

OLTMANN, O., 1975. — Fam. 107 bis : *Ptaeroxylaceae. In* STRAKA, H., Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Pollen et Spores* 17 (1) : 41-42, *tab. 107 bis/II.*

STRAKA, H. & FRIEDRICH, B., 1984. — Fam. 107 bis : *Ptaeroxylaceae. In* STRAKA, H., Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 51 : 40, *tab. 107 bis/III.*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, nº 1 : 59-64.

The Madagascan *Geissorhiza ambongensis* transferred to *Crocosmia* (*Iridaceae-Ixioideae*)

P. GOLDBLATT & J. C. MANNING

Summary : The species of Madagascan *Iridaceae* described as *Geissorhiza ambongensis* by PERRIER in 1939 was removed from this exclusively South African genus in 1982. However, the species was incompletely known and this had made its generic disposition uncertain. Leaf anatomical studies suggest that *G. ambongensis* correctly belongs in subtribe *Tritoniinae*. The leaf has thickened and radially elongated marginal epidermal cells and lacks subepidermal marginal sclerenchyma. This combination of characters accords with subtribe *Tritoniinae*, but not with *Gladiolinae*, species of which have normal marginal epidermal cells and submarginal sclerenchyma in their leaves. Morphology of the corm, bracts and flowers is also consistent with *Tritoniinae*. *G. ambongensis* corresponds most closely with *Crocosmia*, an African genus of six species, and it is accordingly transferred there as *C. ambongensis* (H. Perrier) Goldbl. & Manning.

Résumé : *Geissorhiza ambongensis*, espèce d'*Iridaceae* malgache décrite par PERRIER en 1939, a été ôté du genre *Geissorhiza*, exclusivement sud africain, en 1982. Cependant, cette espèce était incomplètement connue, ce qui rendait sa position générique incertaine. Des études d'anatomie foliaire suggèrent que *G. ambongensis* appartient à la sous-tribu des *Tritoniinae*. Les feuilles renferment, au niveau des marges, des cellules épidermiques épaisses et allongées radialement, et il n'y a pas de sclérenchyme marginal sous-épidermique. Ces caractères s'accordent avec ceux de la sous-tribu des *Tritoniinae*, mais pas avec ceux des *Gladiolinae* dont les espèces ont des feuilles renfermant, au niveau des marges, des cellules épidermiques et du sclérenchyme submarginal normaux. La morphologie du bulbe, des bractées et des fleurs est également compatible avec les *Tritoniinae*. Les caractères observés chez *G. ambongensis* correspondent davantage à ceux de *Crocosmia*, genre africain renfermant six espèces ; en conséquence, cette espèce lui est rattachée sous le nom de *C. ambongensis* (H. Perrier) Goldbl. & Manning.

Peter Goldblatt, B. A. Krukoff Curator of African Botany, Missouri Botanical Garden, P. O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166, U.S.A. & Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
John C. Manning, National Botanic Gardens of South Africa, Kirstenbosch, P. Bag X7, Claremont 7735, South Africa.

INTRODUCTION

The Madagascan endemic species of *Iridaceae*, described in 1939 as *Geissorhiza ambongensis* by PERRIER was excluded from this entirely Cape genus of 81 species by GOLDBLATT (1982, 1985). PERRIER included this species together with *G. bojeri* in *Geissorhiza* in his treatment of *Iridaceae* for the Flore de Madagascar et des Comores (PERRIER, 1946) but

although the latter has been convincingly shown to be a species of *Gladiolus* (GOLDBLATT, 1982; 1990), the generic position of *Geissorhiza ambongensis* has remained in doubt. An orange flower colour and the general aspect of the species led GOLDBLATT to suggest that *G. ambongensis* might belong in either *Tritonia* or *Crocosmia*, two predominantly southern African genera of *Tritoniinae* that also occur in south tropical Africa. In the absence of living material and fruiting specimens, we have resorted to studies of leaf anatomy to help determine an appropriate genus for this species in preparation for a revised treatment of *Iridaceae* for the Flore de Madagascar. At the generic level leaf anatomical characters have been found to be useful in recent studies in *Iridaceae*. For example, DE VOS (1984) used two leaf characters in defining genera of *Tritoniinae* and one in separating the three main genera of the subtribe, in conjunction with traditional morphological characters.

METHODS AND OBSERVATIONS

Leaf anatomy was studied from leaf fragments removed from herbarium specimens (Table 1) and rehydrated prior to sectioning in paraplast following standard procedures for wax embedding. Serial sections were stained in safranin. Venation patterns were examined in leaves taken from herbarium specimens (Table 1) and cleared in NaOH and $NaHCO_3$ and stained with safranin. Styloid crystals were photographed in polarized light.

TABLE 1 : Voucher data for material studied.

Crocosmia ambongensis
Perrier 1519, Madagascar, Majunga, Tsingy de Namaroka (P)
Rakotovao G. Sarde 6113, Madagascar, Majunga, Soalala dist., Andranomavo (P)
C. aurea Planch.
Schlieben 5981, Tanzania, Lindi, Muera plateau (MO)
Tritonia securigera (Ait.) Ker
Bean 1581, S. Africa, Cape, Outshoorn (MO)

LEAF ANATOMY

Like most *Iridaceae*, the leaves of *Geissorhiza ambongensis* are equitant and ensiform and arranged in a distichous fan. They are plane with a major vein in the centre (pseudomidrib) slightly raised above the surface and six smaller parallel longitudinal veins on either side of pseudomidrib. These veins issue consecutively from the mid vein in the lower half of the blade.

The vascular bundles are arranged in a single row, each bundle formed by the fusion at the xylem poles of paired opposite bundles; the constituent bundles of the main vein alone remain distinct. All bundles have a sclerenchyma cap at the phloem pole that is most well

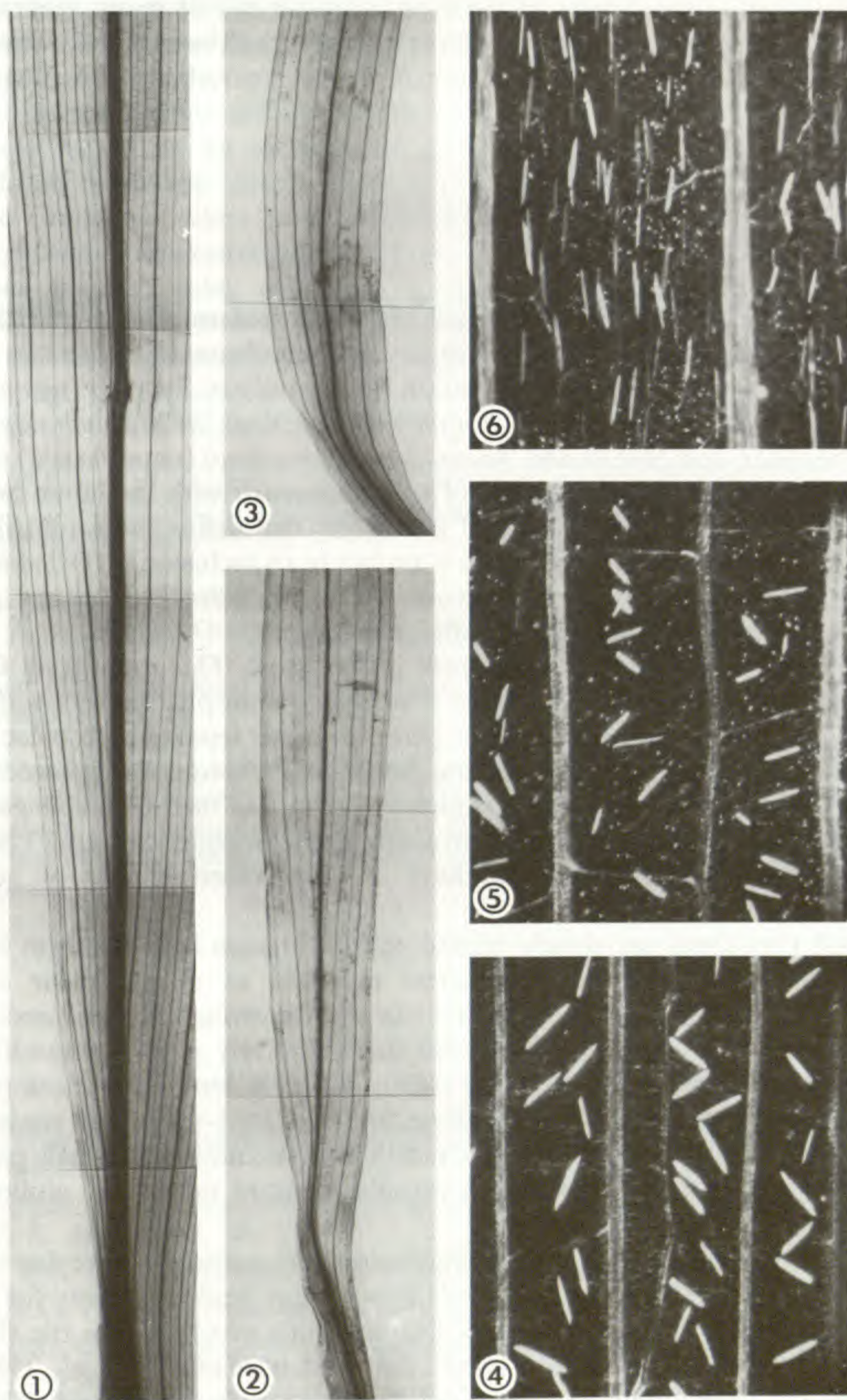


Fig. 1. — Leaf venation in *Crocosmia* and *Tritonia* : **1**, *C. aurea* × 3 ; **2**, *C. ambongensis* × 3 ; **3**, *T. securigera* × 3. — Arrangement of styloid crystals in leaf lamina : **4**, *C. aurea* × 50 ; **5**, *C. ambongensis* × 50 ; **6**, *T. securigera* × 50.

developed at the major veins, where it reaches the epidermis. There are no marginal veins nor subepidermal marginal sclerenchyma of the type characteristic of many genera of *Ixioideae*, including the subtribe *Gladiolinae*, which includes *Geissorhiza*. The epidermal cells are papillate and thin-walled except at the margins where the cells are radially elongated and heavily thickened.

DISCUSSION

The presence of elongated and thickened marginal epidermal cells and the absence of subepidermal marginal sclerenchyma are taxonomically significant characters in *Ixioideae*, and particularly in *Ixieae*, in which this combination occurs only in *Tritonia* (not all species) (DE VOS, 1982*a*), *Crocosmia, Chasmanthe* (all *Tritoniinae*) (DE VOS, 1982*b*), *Sparaxis* and *Synnotia* (*Ixiinae*) (unpublished), and *Freesia* and *Anomatheca* (*Freesiinae*) (unpublished) of the some 25 genera of this tribe. Any close relationship of *G. ambongensis* with the latter two subtribes is unlikely because it lacks the combination of characters that define these subtribes. However, from what we know of *G. ambongensis*, there is no bar to its inclusion in *Tritoniinae*. It has the fibrous corm tunics, more or less herbaceous bracts, a yellow to orange perianth, and undivided style branches characteristic of the alliance.

Of the genera of the subtribe, *Chasmanthe* differs most. This exclusively Cape genus of three species (DE VOS, 1985) is defined by its strongly zygomorphic flowers with a dimorphic perianth tube, tubular in the lower and upper parts, an upper tepal at least twice as long as the others, and few-seeded capsules containing somewhat fleshy orange seeds. Species of *Chasmanthe* are generally also tall plants, much larger in size than *G. ambongensis*, and they have spikes of numerous flowers arranged in a strongly distichous pattern. The spikes of *G. ambongensis* are only 10-15 cm long and have 1-3 long-tubed flowers of no pronounced orientation.

Tritonia and *Crocosmia* are closely related and differences between them largely involve the nature of the fruit and seed. Characters regarded as of particular significance in distinguishing the genera (DE VOS, 1984) include the following. In *Crocosmia* the corm is persistent and consists of numerous internodes (the putatively primitive condition); the leaf pseudomidrib may comprise more than one pair of vascular bundles in close proximity. The somewhat woody capsules are depressed-globose, and contain 1-4 rounded seeds per locule. In *Tritonia* the annual corm has few nodes; the midrib always comprises a single pair of bundles; and the membranous, ellipsoid to obovate capsules contain numerous, globose to angular seeds per chamber.

Differences in the number of vascular bundles in the pseudomidrib are due to the position at which the lateral veins diverge. In *Crocosmia* they diverge gradually along the lower portion of the blade (Fig. 1) whereas in *Tritonia* for example, this occurs within the sheath (Fig. 3). The orientation of the styloid crystals, a family character (GOLDBLATT et al., 1984), in the leaf blades differs in the species of *Crocosmia* and *Tritonia* that we examined. The styloids are randomly oriented in *Crocosmia* (Fig. 4) but aligned along the long axis of the leaf in *Tritonia* (Fig. 6). The consistency of this difference between the genera is unknown but the pattern in *Geissorhiza ambongensis* (Fig. 5) corresponds to the random condition of *Crocosmia*.

In *Geissorhiza ambongensis* the corms are relatively small, and thus comprise few internodes, but they are persistent, and a series of at least three old corms remains attached to the current one. The leaves show the characteristic diverging lateral veins of *Crocosmia* (Fig. 2). Unfortunately mature capsules are not present on any of the herbarium sheets, but PERRIER (1939, 1946) described the capsules as globose-trigonous with 3-4 wingless, subglobose seeds per locule, based on an examination of a single, immature fruit. This appears to correspond closely with the condition in *Crocosmia*. It now seems best to assign *G. ambongensis* to *Crocosmia*, where it is unusual in its small size, typically unbranched spike of only 1-3 flowers, and comparatively small corms. The flowers themselves are fairly large, with a funnel-shaped perianth tube, the lower, tubular part particularly long. The tepals are subequal, directed forwards, and weakly spreading in the upper half, and the anthers are well exserted from the tube and apparently unilaterally arranged. These features are consistent with *Crocosmia* although the flower does differ from other species of this genus, particularly in not having the tepals spreading to slightly reflexed. The necessary new combination is made below.

Crocosmia ambongensis (H. Perrier) Goldbl. & Manning, comb. nov.

— *Geissorhiza ambongensis* H. PERRIER, Not. Syst. 8 : 130-131 (1939); Fl. Madagascar & Comores 45 : 20-21 & fig. (1946); GOLDBLATT, Ann. Missouri Bot. Gard. 69 : 380-381 (1982).

TYPE : *Perrier 1519*, Madagascar, Majunga, Tsingy de Namaroka, près d'Andranomavo (lecto-, here designated, P; isolecto- (2), P).

ACKNOWLEDGEMENTS : Support for this study by grant BSR 85-00148 from the U.S. National Science Foundation is gratefully acknowledged. We also wish to express our thanks to Professor P. MORAT, Director, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, for making available to the first author a visiting scientist position at the Laboratoire de Phanérogamie, where this work was completed.

LITERATURE CITED

DE VOS, M. P., 1982*a*. — The African genus *Tritonia* Ker-Gawler (*Iridaceae*) : Part 1. *J. S. African Bot.* 48 : 105-163.

DE VOS, M. P., 1982*b*. — Die bou en ontwikkeling van die unifasiale blaar van *Tritonia* en verwante genera. *J. S. African Bot.* 48 : 23-37.

DE VOS, M. P., 1984. — The African genus *Crocosmia* Planchon. *J. S. African Bot.* 50 : 463-502.

DE VOS, M. P., 1985. — Revision of the South African genus *Chasmanthe*. *S. African J. Bot.* 51 : 253-261.

GOLDBLATT, P., 1982. — Notes on *Geissorhiza* (*Iridaceae*) : the species in Madagascar. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69 : 379-381.

GOLDBLATT, P., 1985. — Systematics of the southern African genus *Geissorhiza* (*Iridaceae-Ixioideae*). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72 : 277-447.

GOLDBLATT, P., 1989 (1990). — Systematics of *Gladiolus* L. (*Iridaceae*) in Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 11, sect. B, *Adansonia*, nº 3 : 235-255.

GOLDBLATT, P., HENRICH, J. & RUDALL, P., 1984. — Occurrence of crystals in *Iridaceae* and allied families and their phylogenetic significance. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 1013-1020.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1939. — Trois monocotylédones nouvelles de Madagascar. *Not. Syst.* 8 : 128-131.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1946. — Iridacées. *In* H. HUMBERT (editor), *Flore de Madagascar et des Comores* 45 : 1-21. Paris.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 65-67.

Une espèce nouvelle de *Psychotria* (*Rubiaceae*) des Seychelles

F. Friedmann

Résumé : Description de *Psychotria silhouettae* F. Friedmann, espèce endémique de l'île Silhouette (Seychelles).

Summary : Description of *Psychotria silhouettae* F. Friedmann, and endemic species of Silhouette Island (Seychelles).

Francis Friedmann, ORSTOM, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Quatre espèces de *Psychotria* ont été décrites dans la flore seychelloise. Il apparaît que trois d'entre-elles ont été définies sur des caractères variables et qu'elles ne sont que des formes, liées à l'altitude ou à l'âge des individus, de *Psychotria pervillei* Baker. Une autre espèce décrite comme *Psathura sechellarum* par Baker a été transférée au genre *Psychotria* par Summerhayes, à une époque (1928)où les *Psathura* malgaches décrits par Bremekamp (en particulier *P. polyantha* et *P. myriantha*) n'étaient pas encore connus. Une comparaison avec ces espèces montre qu'il est préférable de s'en tenir à l'opinion de Baker.

Une plante récemment trouvée sur l'île Silhouette et dont il n'existe pas de matériel ancien est différente de l'espèce déjà connue, *Psychotria pervillei*, par ses feuilles assez longuement acuminées, ses fleurs dont le tube corollin n'a que ±2,5 mm de longueur et ses fruits blancs à maturité. Elle représente pour la flore seychelloise une espèce nouvelle dont la description suit.

Psychotria silhouettae F. Friedmann, *sp. nov.*

Frutex glaber 1-4 m altus. Lamina anguste obovata, apice acuminata, basi cuneata, 8-12 (-15) × 2,3-3 (-4,5) cm. Petiolus, 1,5-3,5 cm longus. Panicularum pedunculus 0,5-1,5 cm longus. Corollae tubus apice leviter inflatus, ± 2,5 mm longus, lobis 5,1-1,3 mm longis, intus circiter insertionem staminum dense pilosus. Drupa ad maturitatem alba, mesocarpio succoso et ± inflato, 5-6 mm diametro. Pyrena semi-ellipsoidea, ± 3,3 mm longa.

Type : *Friedmann 5248*, île Silhouette (Seychelles), sous-bois de la forêt à *Pisonia*, alt. ca. 500 m, juin 1985 (holo-, P; iso-, P).

Autres matériels étudiés : *Friedmann 5599, 5608, ibid.*, juin 1987 (P).

Arbuste glabre haut de 1-4 m à tronc principal épais à la base jusqu'à 3-4 cm. Limbe assez mince, étroitement obovale, acuminé au sommet, cunéiforme à la base, de 8-12 (-15) × 2,3-3 (-4,5) cm. Pétiole long de 1,5-3,5 cm. Stipules membraneuses caduques, bifides, laissant une cicatrice hérissée de poils brun-rouge. Inflorescence en panicule longue de 4-5 cm et large de 8

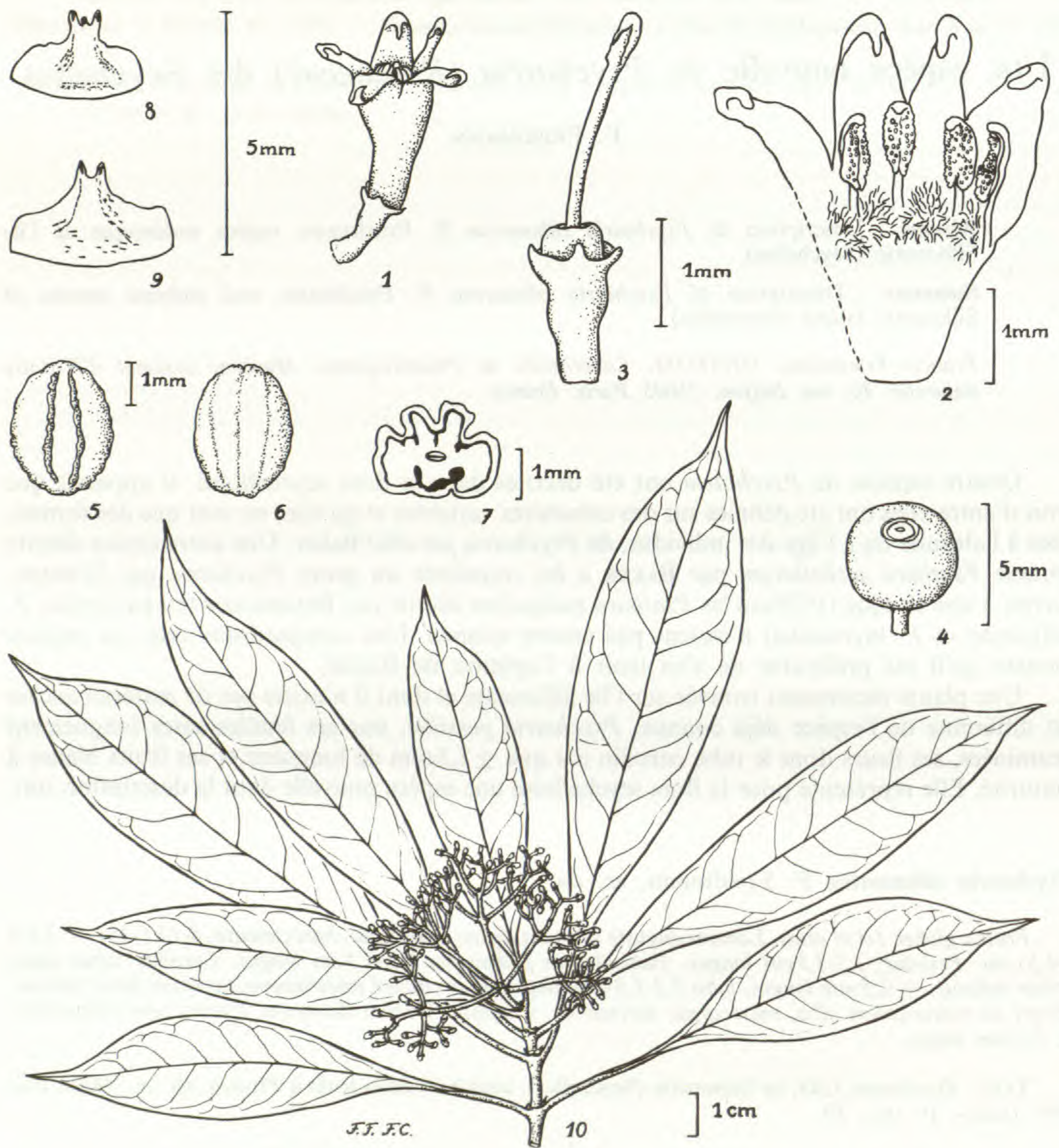


Fig. 1. — **Psychotria silhouettae** : **1**, fleur ; **2**, fragment de corolle (1 lobe et 1 étamine enlevés) ; **3**, pistil ; **4**, fruit ; **5**, **6**, pyrène en vues ventrale et dorsale ; **7**, coupe transversale d'un pyrène ; **8**, **9**, stipules ; **10**, rameau et inflorescence avec des boutons floraux et des fleurs passées. (*Friedmann 5248*).

10 cm, à pédoncule long de 0,5-1,5 cm. Bractées laciniées ou ciliées présentes à chaque ramification et à la base des pédicelles. Pédicelles longs de 0,5-1,2 mm. Calice long de ± 0,8 mm à 5 dents nettes. Tube de la corolle un peu dilaté au niveau des étamines, long de ± 2,5 mm, à 5 lobes longs de 1-1,3 mm. Etamines longues de ± 1,5 mm, dépassant un peu la gorge de la corolle. Pilosité dense au niveau de la zone d'insertion des étamines. Disque subcylindrique. Style long de ± 2,5 mm. Ovaire biloculaire à 1 ovule dressé par loge. Drupes devenant blanc pur à maturité, de 5-6 mm de diamètre, à exocarpe se détachant ± des pyrènes. Pyrènes elliptiques, longs de ± 3 mm, à 3 sillons dorsaux et 2 ventraux. Albumen ruminé.

C'est un arbuste du sous-bois d'une forêt hygrophile située dans une vallée abritée vers 500 m d'altitude.

L'espèce doit être considérée pour le moment comme endémique de l'île Silhouette car elle n'a pas été trouvée à Mahé, l'île principale de l'archipel granitique et qui est la seule autre île à avoir des biotopes comparables. Elle est très rare, seuls 3-4 individus ont été vus jusqu'à présent. Elle manifeste quelques ressemblances avec *Psychotria comorensis* Bremekamp, qui a également des fruits blancs et des feuilles assez longuement acuminées mais les inflorescences ont des pédoncules longs de 6-7 cm et les feuilles sont courtement pétiolées.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G., 1877. — *Flora of Mauritius and the Seychelles* : 157.

BREMEKAMP, C. E. B., 1963. — « Sur quelques genres de Psychotriées et sur leurs représentants malgaches et comoriens ». *Verh. K. Nederl. Akad. Wetensch.*, ser. 2, 5 : 174-175.

SUMMERHAYES, V. S., 1928. — New plants from the Seychelles. *Kew Bull.* 1928 : 392.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 69-97.

Studies in South American *Amaranthaceae* III (including one amphi-Atlantic species)[1]

T. M. PEDERSEN

Summary : In the following, the nomenclature, taxonomy, and synonymy of various South American *Amaranthaceae* is discussed, including one species described from Africa, but also represented in the Americas. *Alternanthera littoralis* P. Beauv. is an older name for the species generally known as *Alternanthera maritima* (Mart.) St.-Hil. The African material of the species is revised, and is considered polymorphous. The two polymorphous species *Gomphrena boliviana* Moq. and *G. meyeniana* Walp. are revised on the basis of available herbarium material. *Gomphrena eriophylla* Mart. and *G. sericantha* Mart. are found better placed in *Pfaffia*. One new genus, *Quaternella*, at present thought to be monotypic, is described, and it is proposed to reestablish the genus *Xerosiphon* Turcz., synonymized with *Gomphrena* by MOQUIN-TANDON and later authors. Apart from the new genus, the following novelties are described, and new combinations made : *Alternanthera littoralis* var. *guineensis* Pedersen, var. *maritima* (Mart.) Pedersen, var. *sparmannii* (Moq.) Pedersen, *Gomphrena boliviana* fa. *leiantha* Pedersen, fa. *robusta* (Hicken) Pedersen, *G. martiana* fa. *austrina* Pedersen, *G. meyeniana* var. *flaccida* Pedersen with the fa. *levitepala* Pedersen, var. *tucumanensis* Pedersen, *G. pallida* var. *diffusa* Pedersen, *G. paranensis* subsp. *paraguariensis* Pedersen, *G. vitellina* Pedersen, *Iresine diffusa* var. *macrophylla* (Griseb.) Pedersen, *Pfaffia eriophylla* (Mart.) Pedersen, *Pf. sericantha* (Mart.) Pedersen, *Pf. townsendii* Pedersen, *Quaternella confusa* Pedersen, *Xerosiphon angustiflorus* (Mart.) Pedersen, and *Xerosiphon aphyllus* (Pohl ex Moq.) Pedersen. All accepted taxa figure in alphabetical order, and an alphabetical list of synonyms is appended.

Résumé : Cette étude traite de la taxonomie, de la nomenclature et de la synonymie de diverses *Amaranthaceae* sud-américaines, y compris une espèce africaine représentée aussi en Amérique. Le nom *Alternanthera littoralis* P. Beauv. est retenu à l'encontre de *A. maritima* (Mart.) St.-Hil. Le matériel africain de cette espèce a été révisé et s'est révélé polymorphe. Les deux espèces polymorphes *Gomphrena boliviana* Moq. et *G. meyeniana* Walp. sont révisées à partir du matériel d'herbier disponible. *Gomphrena eriophylla* Mart. et *G. sericantha* Mart. sont à rattacher au genre *Pfaffia* dans lequel une nouvelle espèce est décrite. Un nouveau genre, *Quaternella*, renfermant pour l'instant une seule espèce nouvelle, est décrit. Le genre *Xerosiphon* Turcz., mis en synonymie avec *Gomphrena* par MOQUIN-TANDON et d'autres auteurs postérieurs, est réhabilité. Au total, un nouveau genre, trois espèces nouvelles, une sous-espèce nouvelle, quatre variétés nouvelles et trois formes nouvelles sont décrits, et huit combinaisons nouvelles sont établies. Une liste alphabétique des synonymes est présentée.

T. M. Pedersen, Estancia Santa Teresa, 3427 Mburucuya (Ctes.), Argentina.

1. The two previous papers in this series appeared in Darwiniana 14 : 430-462 (1967) and 20 : 269-303 (1976). In order to comply with regulations then in force, the latter paper had to be translated into Spanish. This task was performed by Dr. Angel L. CABRERA, and I take this opportunity to render my distinguished friend my sincerest, if somewhat belated thanks.

The following notes are the results of studies preliminary to my treatment of this family for the various local "floras", to which I am a contributor, and of my attempts to name my own collections and specimens sent to me for identification.

1. **Alternanthera littoralis** P. Beauv.

Fl. d'Oware et de Benin 2 : 72 (1819, "1807")[1].
— *Alternanthera maritima* var. *africana* HAUMAN, Bull. Jard. Bot. de l'Etat 18 : 115 (1946).

That PALISOT DE BEAUVOIS published his species with a full description and an excellent plate was evidently unknown to MOQUIN-TANDON, who (1849) refers to it as an unpublished "herbarium name", which he places in the synonymy of *Telanthera maritima* (Mart.) Moq. Probably for this reason, PALISOT DE BEAUVOIS's published name escaped the notice of the compilers of the Index Kewensis and seems to have been completely forgotten, the later name *Bucholzia maritima* Mart., or combinations based thereon, being used instead.

MARTIUS described his species from an American plant. The African and the American plants are not identical, but it is generally accepted that they can not be separated at specific level. As may be expected with a species of such vast geographic range, considerable variation is to be found. In all, within this complex four varieties can be discerned, which may be separated by the following key :

A. Perianth hairy .... a. var. *littoralis*
A′. Perianth glabrous or almost so.
B. Leaves persistently hairy .... d. var. *sparmannii*
B′. Leaves glabrous, or only hairy when young.
C. Spikes few-flowered (< 10 flowers); bracts and flowers divergent from the axis; tepals relatively short and broad, with a narrow scarious margin .... c. var. *maritima*
C′. Flowers more numerous (10-20, or more in a spike); bracts and flowers appressed to the axis; tepals longer and narrower, with a broad scarious margin .... b. var. *guineensis*

1a. **A. littoralis** var. **littoralis**

Synonyms as above. To save space, I shall refrain from giving detailed descriptions of the taxa here recognized, except when absolutely necessary, as the species with the previously published varieties are found described in numerous floristic works.

MATERIAL SEEN. — OWARE (?) : *Palisot de Beauvois s.n.*, type (G : the tepals, especially the two abaxial, are clearly hairy, though not so densely as may be seen in other specimens); a specimen in G-DC, labelled "*Alternanthera littoralis* B! h. DC. 74 Oware M. Delessert 1821 Herb. Beauv." and referred by

1. According to STAFLEU & COWAN, Taxonomic Literature, ed. 2, 4 : 18 (1983), the work was published in parts; part 17 with page 72 became available to the public on April 20th, 1819.

MOQUIN-TANDON to *Teleianthera maritima* Moq. var. *α communis* Moq., may be a duplicate, but the tepals here appear to be glabrous. — "West Tropical Africa. Mm river 1860" : *Mann s.n.* (P). — NIGERIA : Eket Distr., *Talbot 3095* (BM, Z : doubtful — the specimen in BM looks more like var. *guineensis*, with glabrous flowers); Southern Nigeria, Nenni River, *Vogel s.n.* (K). — CAMEROONS : *Deistel 112* (M); Batanga, *Bates 37* (BM); 10 km env. N de Kribi, *Raynal 13490* (P); 5 1/2 km S of Kribi, *Bos 3149* (BR, K); entre Kribi et Lonji, *Mizili 92* (P); Chute de la Lobe, 2°53′ N-9°53′ E, *Bamps 1709* (BR); Entre Mouhenque (= Malimba) et Djongo (= Etalombo), *Letouzey 12618* (P). — SÃO TOME : *leg. Rattray* (K). — GABON : *Griffon de Bellay 65* (P); Mayumba, *Debeaux 104* (P); Bord de la mer au Bas Kouiloa, *Lecomte D32* (P). — ANNOBON : near Bird Island, N. coast, *Wrighley 284* (BM, K); San Antonio del Norte, *Descoings 12751* (P). — CONGO : *Chr. Smith s.n.* (BM, K); Banana, at the mouth of the Congo, *Monteiro 4/73* (K); *Becquaert 7995* (BR, type of *Alternanthera maritima* var. *africana* Haum.); mission *Schoutedy s.n.* (BM); *Vermoesen 2513* (K); Landana, Shiloango, *Becquaert 583* (BR, K); Prov. Léopoldville, territ. Boma : Vista, *Dubois 1569* (K, M); *Pauwells 5205* (BR); entre la Kumbi et la frontière de Cabinda, *Lebrun 11218* (K); Loanga, Strand bei Chinchono, *Soyaux 31* (M); Moanda, *Donis 2238* (BM, K); Pointe Noire, *Makany 31* (P); *Koechlin 5475* (P). — ANGOLA : distr. Ambriz, *Welwitsch 6553* (BM); Distr. Loanda : in maritimis de Ilha Caranza, *Welwitsch 6535* (BM, BR, G, M); Praia de S. Thiago, *Welwitsch 6559* (B); Foz do Cuvo, 10°52′ S-13°50′ E, *Bamps & Martins 4346* (BR); Chiluango, *Gossweiler 8265* (BM, K).

1b. **A. littoralis** var. **guineensis** Pedersen, *var. nov.*

A varietate littorali *recedit bracteis, bracteolis tepalisque glaberrimis. A varietate* sparmannii *recedit foliis glabris vel junioribus parce pilosis. A varietate* maritima *recedit floribus in spicis numerosioribus — 10-20 — appressis, tepalis vulgo longioribus, pro rata angustioribus.*

TYPUS : *Bamps 1826*, Ivory Coast, Port Bouet; plage sableuse; herbe couchée, traçante; feuilles crassulescentes; fleurs blanches en glomérules écailleux; 11.1.1969 (holo-, BR).

FURTHER MATERIAL SEEN. — SIERRA LEONE : *Afzelius s.n.* (BM); *Don s.n.* (B); *Hepper 2534* (K); *Lumley, Melville & Hooper 163* (K); Lungi, *Thomas 7299* (K); Mano Salija, *Deighton 276* (K); No. 2 River Beach Colony, *Small 159* (K); Yele Distr., Turtle Islands, *Deighton 2344* (K). — LIBERIA : Bassa, *Vogel s.n.* (K); Elwa Beach, east side of Monrovia, *Bos 2011* (BR, K). — IVORY COAST : Azuretti, *Roberty 15009* (G); Bassin de la Sassandra, Sassandra Port (sur la plage), *Chevalier 16343* (P); Port Bouet, 5°15′ N-3°55′ W, *Gerling & Bokdam 395* (BR); Monogaga, 4°58′ N-6°27′ W, *Gerling & Bokdam 2398* (BR); Forêt de l'Abouabou, betw. Abidjan & Gran Bassan, *Leeuwenberg 2379* (K). — DAHOMEY : Seme, *Adjanohoun 472* (P).

1c. **A. littoralis** var. **maritima** (Mart.) Pedersen, *comb. nov.*

— *Bucholzia maritima* MART., Nova gen. sp. pl. Bras. 2 : 50 (1826).
— *Illecebrum maritimum* (MART.) SPRENG., Curae post. : 103 (1827).
— *Alternanthera maritima* (MART.) ST.-HIL., Voy. dans le distr. des Diamans 2: 438 (1833).
— *Telanthera maritima* (MART.) MOQ., *in* DC., Prodr. 13 (2) : 364 (1849).
— *Achyranthes maritima* (MART.) STANDL., Journ. Wash. Acad. Sc. 5 : 74 (1915).
— *Alternanthera maritima* var. *communis* ST.-HIL., *l.c.* (1833).
— *Telanthera maritima* var. *α communis* (ST.-HIL.) MOQ., *l.c.* : 365 (1849).
— *Alternanthera maritima* var. *concatenata* ST.-HIL., *l.c.* (1833).
— *Telanthera maritima* var. *γ concatenata* (ST.-HIL.) MOQ., *l.c.* (1849).
— *Alternanthera maritima* var. *parvifolia* ST.-HIL., *l.c.* (1833), *nom. illeg.* ≡ var. *maritima.*
— *Telanthera maritima* var. *β parvifolia* (ST.-HIL.) MOQ., *l.c.* (1849), *nom. illeg.*

SELECT MATERIAL SEEN. — BRAZIL : au bord de la mer à Copacabana près Rio de Janeiro, *de Saint-Hilaire s.n.* (P, type of *Alternanthera maritima* var. *communis*); *in arenosis maritimis prope Goa et alibi in vicin.* Sebastianop. [= Rio de Janeiro], *C. F. P. v. Martius* (M; on the sheet is written, in ball-point pen, apparently by Dr. James A. MEARS of Philadelphia, "HOLOTYPE", and there is a red label, also with the word "HOLOTYPE". I would hesitate to consider this specimen the actual holotype of *Bucholzia maritima*, as it does not appear to be mentioned in the protologue, but the handwritten text on the label, including the words "*Bucholzia maritima* Mart. N. G. t. 147" were written by MARTIUS himself, so it is at least an authentic specimen, and as I have not been able to locate the material cited in the Nova gen. sp., it is an acceptable neotype, until a holotype can be found. This specimen, and the SAINT-HILAIRE specimen mentioned above, are to me exactly alike); Au bord de la mer à Copacabana près de Rio de Janeiro, *A. de Saint-Hilaire s.n.* (P, type of *Alternanthera maritima* var. *concatenata* : this is merely a specimen with small leaves); Rio de Janeiro, *Lund s.n.* (G-DC : this specimen is labelled in MOQUIN-TANDON's hand "*Teleianthera maritima* Moq. *β parvifolia* Moq." and so reflects his concept of *Saint-Hilaire*'s variety, which agrees with the description. The specimen is a profusely flowering shoot, and, as is usual in this case, the leaves are smaller than on a mainly vegetative shoot).

1d. **A. littoralis** var. **sparmannii** (Moq.) Pedersen, *comb. nov.*

— *Telanthera maritima* var. *δ sparmannii* MOQ., *in* DC., Prodr. 13 (2) : 365 (1849).
— *Alternanthera maritima* var. *sparmannii* (MOQ.) MEARS, Proc. Acad. Sc. Philadelphia 129 : 11 (1978, "1977").

Apparently, to judge from his annotation-slips as seen in herbaria I have visited, MEARS will refer all African material to one variety, for which he uses the name *sparmannii*; according to the synonymy here applied, this must be called var. *littoralis* as it includes the type of the species. This concept is perfectly defendable and logical, but, as explained in the following, it may be practical to recognize more than one African variety, and to restrict the var. *sparmannii* to comprise only the material with persistently hairy leaves, as MOQUIN-TANDON described it.

MATERIAL SEEN. — Without indication of locality, *Sparmann s.n.* (P, type; according to the protologue, this specimen should have been collected at the Cape of Good Hope, from where I have never seen any material of the species, so presumably it must be mislabelled). — SENEGAL : *Roussillon s.n.* (G-DC, paratype, in MOQUIN-TANDON's hand labelled "*Teleianthera maritima* Moq. *δ Sparmanni* Moq."); *Dupuis 52* (G); *Guillemin s.n.* (Z); *Perrotet s.n.* (G); Cap Vert, *Adam 265* (P); Dakar, *Chevalier 3449* (K, P), *15781* (P), *Hagerup 778, 778a* (C, K), *Berhaut 354* (BR, Z); Djembering, *Broadbent 141* (K); Goree, leg.? (BM); Hiayes, *Trochain 680* (P); Joal, leg.? (K, *ex herb. Gay*); Kayar, *Risby 18* (K); Lac Retba, Prov. Cap Vert, *Thoen 7205* (BR); plages St. Louis, *Andru 2432* (P); "in sabulosis marit. Pointe de Barbarie prope St. Louis", *Leprieur s.n.* (G, P); Barbarie S., *Trochain 2124* (P); cercle de Thies, Marigot de M'Bour, *Wailly 4631* (P), *Roberty 15162, 16783* (G). — GAMBIA : *Don s.n.* (BM), *Hayes 504* (K); Bathurst, *Lowe 2525* (K); entre Bathurst et Cape St. Mary, *Roberty s.n.* (Z); « croît à l'embouchure de Casamance », Hendelot, *herbier de Senegambie 616* (G, P); environs de Karabane, leg.? (G, P). — Former Portug. Guinea : Espirito Santo, Seisaira, *Varela 2284* (BR).

The three African varieties here recognized are admittedly not very clearly defined. The principal character used to separate them is the indument. None of the three is completely devoid of hairs, but while in the var. *littoralis* the perianth is usually conspicuously hairy, the vegetative parts, except for a ring of hair at the nodes of the stem, are hairy only when very young, glabrescent or often completely glabrous at maturity; in the var. *sparmannii*, on the

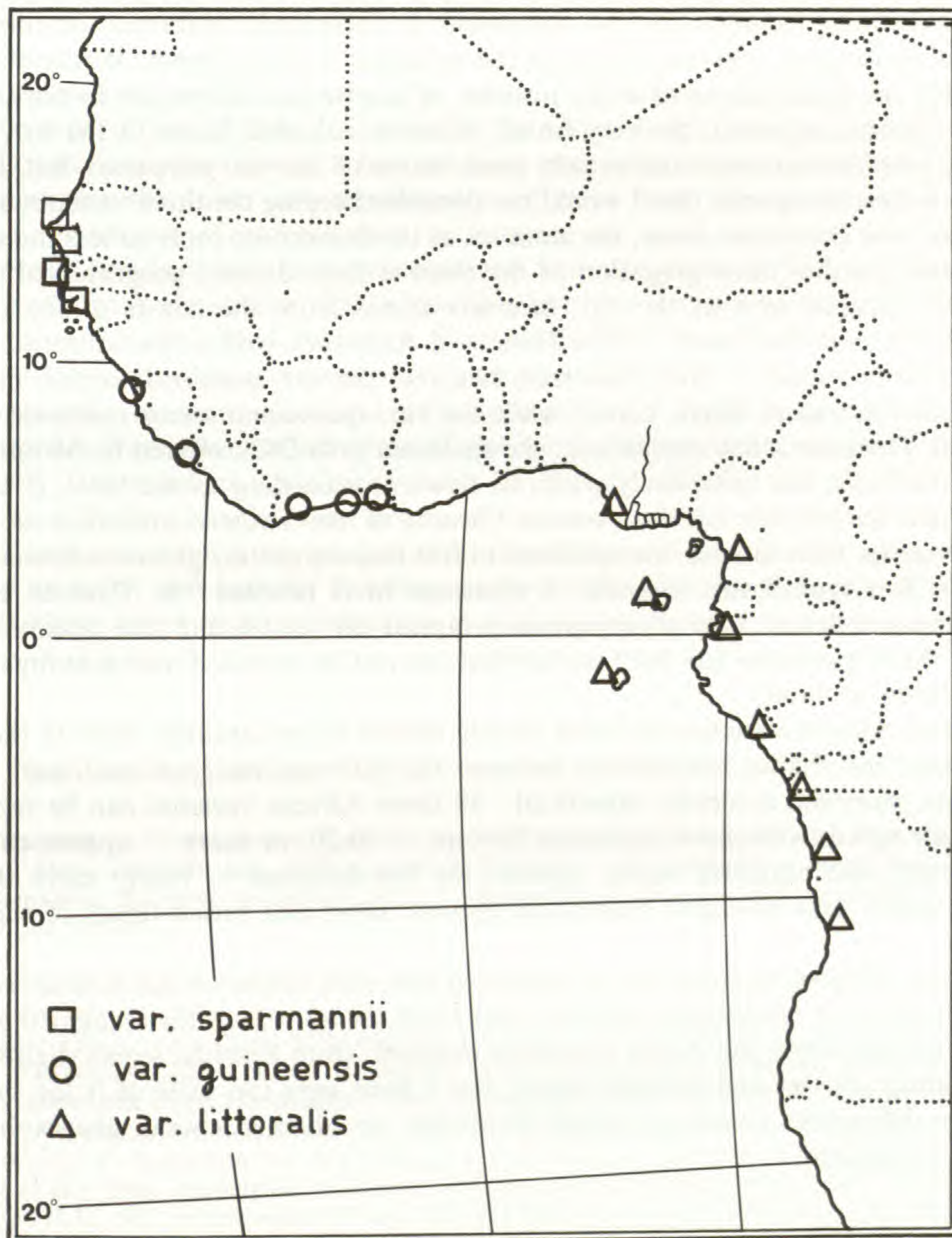


Fig. 1. — **Alternanthera littoralis** : Outline of the west coast of Tropical Africa, showing the distribution of the three African varieties recognized. (As collectors tend to visit the same places, one mark may indicate several collections; at the same time, a number of collections cited have not been taken into consideration for this purpose, being poorly localized, or from localities impossible to locate on a map).

other hand, the young stem and leaves are always hairy, often densely so, and although the upper surface of older leaves usually becomes glabrous, the vegetative parts as a whole still give the impression of a hairy plant, while the tepals from the first are glabrous or with a few inconspicuous hairs; finally, the var. *guineensis* is completely glabrous, or almost so; in particular, I have never seen any hairs on the perianth. In this respect, it resembles the var, *maritima.* On the examination of a fair number of specimens, differences in the shape of the leaves also become apparent, the very broad, blunt or rounded leaves of the var. *sparmannii* contrasting with the narrower and usually acute leaves of the var. *guineensis*, but leaf-shape is so variable within the species that I would not consider keeping the three varieties apart on the basis of these two characters alone, the more so, as the flowers are more or less the same. What in my opinion justifies the segregation of the three is their distinct geographical distribution (Fig. 1) : all material seen of the var. *littoralis* comes from the coasts of the Cameroons, Congo, Angola, and the islands of São Tomé and Annobon, with a few collections — one of them doubtful or mixed — from Southern Nigeria; the var. *guineensis* occurs on the Ivory Coast, in Liberia, and in Sierra Leone, while the var. *sparmannii* seems restricted to Gambia and Senegal. There are a few exceptions : the specimen in G-DC, referred by MOQUIN-TANDON to var. *α communis*, has completely glabrous flowers; according to the label, it should have been collected by PALISOT DE BEAUVOIS in Oware; of the TALBOT collection *no. 3095* from Southern Nigeria, Eket district, the specimen in BM has completely glabrous flowers, while the specimen in Z is typical var. *littoralis*; a specimen in G labelled "St. Paul de Loanda" in Angola without collector, is to all appearances typical var. *sparmannii*; the possibility that one or more of these specimens has been mislabelled can not be excluded, nor that my observation may have been at fault.

The three African varieties are more closely related to one another, than to the American var. *maritima*; the chance resemblance between the glabrous var. *guineensis* and the equally glabrous var. *maritima* is merely superficial : all three African varieties can be recognized by their elongate spikes with more numerous flowers — 10-20, or more — appressed bracts and flowers, longer and narrower tepals, against the few-flowered — rarely more than 7 or 8 flowers — spikes with divergent bracts and flowers, short and broad tepals of the American plant.

While the African material can be separated into three more or less distinct varieties, the American material is remarkably uniform, and I can see no reason for recognizing any of the varieties proposed. Only the North American material, from Florida, seems slightly different, with very much shorter and broader tepals, but I have seen too little of it for me to judge, whether the differences noted are merely fortuitous, or whether a weak geographical variety should be recognized.

2. **Gomphrena boliviana** Moq.

In DC., Prodr. 13 (2) : 401 (1849).
— *Xeraea boliviana* (MOQ.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 545 (1891).
— *Alternanthera boliviana* (MOQ.) USTERI, Fl. umgeb. S. Paulo : 178 (1911).
— *Gomphrena globosa* var. *γ albiflora* MOQ., *l.c.* : 409 (1849), *pro minima parte.*
— *Gomphrena acrotepala* SUESSENG., Feddes Repert. 35 : 309 (1934).

Xeraea boliviana (Moq.) O. Kuntze and *Alternanthera boliviana* (Moq.) Usteri are both based on *Gomphrena boliviana* Moq.; unfortunately I have not seen any material referred by USTERI to *Alternanthera boliviana*, so I do not know what he meant by this curious transfer, but it seems unlikely in the extreme that the plant cited by him belongs here. *G. acrotepala* was based on two collections from the Argentine province of La Rioja : a specimen collected by J. S. URRICHE at Soto, probably in the dept. of R. V. Peñaloza, and *Stuckert 17218* from La Diana in the dept. of San Martín. It seems that the URRICHE specimen is generally accepted as the type, though to my knowledge it has not been expressly designated the lectotype. Neither this specimen nor the other are significantly different from the specimens in the WEBB Herbarium and MOQUIN-TANDON's own herbarium, on which he based his species.

Gomphrena boliviana has been synonymized with *G. martiana* Gill. ex Moq. by most authors. I agree with HUNZIKER (1971) that they are two distinct species; to the characters separating them may be added the shape of the filaments : in *G. boliviana* truncate, or with three minute lobes pointing forwards, in *G. martiana* with more or less distinct lateral lobes pointing outwards, in some specimens only apparent as a slight bulge below the apex, in others, especially from the northern part of the range, almost in the shape of small hooks. Unfortunately, intermediate specimens may be found : *Hawkes et al. 4284* from near Cochabamba in Bolivia has the short bracts of *G. martiana*, while the filaments are more like those of *G. boliviana*. Nor is the geographical distribution of the two the same, *G. boliviana* being more westerly, and scarcely reaching as far to the North and South as *G. martiana*; ecologically, these seems to be a difference too, *G. boliviana* being by far the more suited to invade disturbed ground.

2a. **G. boliviana** fa. **boliviana**. — Synonyms as above.

MATERIAL SEEN. — "*culta in hort. Luxemb. aug. 1836 e seminib. Bolivianis*" (FI, type, also a fragment in CORD); "*Hort. Luxemb. aug. 1836 e seminib. Bolivianis*" (P, probably a duplicate); "*Gomphrena quaedam e seminibus Bolivianis in Galliam quae cl. Martin M. D. advenit*" (BR, probably a seedling or a duplicate of the type).

ADDITIONAL MATERIAL (a total of 131 collections have been revised; because of the weedy nature of this taxon, only the localities of critical or otherwise interesting specimens are given in detail). — BOLIVIA : Dpto. Tarija : ruta Tarija-Villa Montes, Cañadas, 156 km E de Tarija, *Krapovickas et al. 19199* (CTES). — PARAGUAY : Dep. Nueva Asunción : ruta Trans-Chaco 21°16' S-61°25' W, *Schinini 16442* (CTES). — ARGENTINE, Prov. Catamarca : "Bei Catamarca häufig", 10.11.1872, *Lorentz & Hieronymus 1239* (G, K : *Philoxerus heliotropifolius* Gr., det. A. GRISEBACH); also *P. L. Spegazzini (BAB-32802), Balou (BA-10285), C. Spegazzini s.n.* (Z), *Ulibarri 431* (CORD), *J. Brizuela 19* (LIL, M). Dep. Ambato : *J. Müller 21* (LIL). Dep. Andalgalá : *Cabrera 1039 p.p.* (LP), *Hauman (BA-32329, 32330), Jörgensen 1102* (SI), *1688* (LIL, SI), *Schickendantz fl. arg. 227* (CORD), *Vervoorst 3588* (LIL). Dep. Belén : *Cabrera (LP-22869), Lorentz & Hieronymus s.n.* (CORD), *Peirano (LIL-12715)*, same (*LIL-12844*, M), *Sayago 1577* (SI), *Schickendantz fl. arg. 39* (CORD, G), *293* (CORD, K), *Schreiter s.n.* and *10307* (M), leg.? *181 (LIL-132367)*. Dep. Capayán : *J. Brizuela 55, 98* (LIL, M), *Risso 1080* (LIL, *G. acrotepala* det. E. HOLZHAMMER). Dep. Fray N. Esquiú : *B. L. Müller 129* (M). Dep. La Paz : *A. Brizuela 997* (LIL), *J. Brizuela 66* (CTES), *278, 618, 981, 1011* (LIL), same *419* (C). Dep. Pomán : *Biloni 6754* (SI). Dep. Pomán? : rivera del río Pisavil, *Fiebrig (LIL-368499)*. Dep. Santa María : *Arague & Barkley 19Ar541* (LIL), *Morello (LIL-505180), Reales 831, 920, 1108, 1655, 1791* (LIL), *Villafañe 1207* (LIL). Dep. Tinogasta : *Birabén & Birabén 1068* (LP), *Castellanos (BA-30/144), A. T. Hunziker 15219* (CORD). — Prov. Córdoba, dep. Cruz del Eje : San Agustín, *Hieronymus 251* (P). Dep. Ischilín : *A. de la Sota 3836*

(LIL). Dep. Río I : *Balegno 1046* (C, LIL). — Prov. Jujuy, dep. Capital : *Castillon 493a* (LIL), *Herrera 459* (S). — Prov. La Rioja, dep. Capital : *Cabrera 1011* (LP), *Clos 5429* (BAB), *A. T. Hunziker 19032*. Dep. Chilecito : *A. T. Hunziker 22579* (CORD), *Morello (LIL-505179)*, *Pedersen 15299* (C). Dep. Famatina : *Covas 1248, 1300* (LP), *T. Meyer 4251* (LIL). Dep. Gral. Belgrano : *Gómez (BA-29/181)*. Dep. Gral. Lavalle : *T. Meyer 4132, 4209* (LIL). Dep. Gral. J. F. Quiroga : *Roig 7753* (PEDERSEN). Dep. Independencia : *A. T. Hunziker 14297* (CORD), *Hayward (LIL-80219)*. Dep. R. V. Peñaloza : Soto, Represas, 21.3.1906, *J. S. Urriche s.n.* (B, syntype of *Gomphrena acrotepala* Suesseng.), *A. T. Hunziker 13851* (CORD). Dep. San Blas de las Sauces : *Rojas Paz (LIL-64739)*. Dep. San Martín : estancia La Diana, 12.3.1907, *Stuckert 17218* (CORD, isosyntype of *Gomphrena acrotepala* Suesseng.). — Prov. Mendoza : Mendoza city and vicinity, *A. Ruiz 130 (BA-25/1930)*, *C. Spegazzini 119* (Z). Dep. Gral. Lavalle : Guanacache, *Gillies s.n.* (K, "*Gomphrena eriopoda n.sp.*" scrips. J. Gillies ; "*Gomphrena globosa* Linn. var. γ *albiflora* A. M." scrips. A. Moquin-Tandon). Dep. Las Heras : "*in viciniis montis Aconcagua*" 2.3.1903, *Malme* (S, syntype of *Gomphrena lanceolata* R. E. Fries) ; *Ruiz Leal 9239* (CORD, M), *9766* (M), *15142* (CORD, M), *Sanzin 315* (SI), *Semper s.n. (LIL-98497)*, *219* (LIL, S). Dep. Luján : *A. Ruiz 619* (BA). Dep. Tunyán : *Poci 844* (LIL). — Prov. Salta, dep. Anta : *Luna 931* (M, doubtful). Dep. Cafayate : *Cabrera et al. 27276* (SI), *Cabrera & Marchionni 13082* (LP), *Castellanos (BA-46710)*, *Hayward 2057* (CTES), *Hunziker & Di Fulvio 21045* (CORD), *Pedersen 13959* (C). Dep. Molinos : "*in vallis aridissimis Valle Calchaquí vocàta prope Molinos*" *C. Spegazzini 100* (Z). — Prov. San Juan, dep. Capital : *Ariza Espinar 1373* (CORD). Dep. Caucete : leg. ? *164 (BAB-23718)*, *Borsini 1241* (C), *Fabris & Marchionni 2321* (LIL, LP), *2323* (C), *A. R. Cuezzo 1075* (LIL), *Roig 1765* (PEDERSEN). Dep. Jáchal : *Böcher, Hjerting & Rahn 2258* (C), *Cuezzo 1963* (LIL), *Guaglianone et al. 1748* (SI), *Kiesling et al. 6276* (SI). Dep. Pocito : *Cuezzo 2115* (LIL). Dep. Sarmiento : *Cuezzo 1547* (K), *1687* (LIL), *Nicora 4292, 8335* (SI), *Pedersen* 11754 (C). Dep. Ullún : *Ariza Espinar 1293* (CORD), *Cabrera 30040* (SI), *Kiesling 6791* (SI), *Pedersen 15216* (C, SI), *Rodrigo 3099* (LP). Dep. Valle Fértil : *Kiesling 4505* (SI). Dep. Zonda : leg. ? *(BAB-22095)*. — Prov. San Luis, dep. Gral. Belgrano : *Hunziker & Coccucci 16410* (CORD). Dep. Pedernera : *Anderson 1047* (CORD). — Prov. Tucumán, dep. Tafí : *Birabén & Birabén 1518* (LP), *Hunziker & Di Fulvio 21043* (CORD), *Morello 1277* (SI).

2b. **G. boliviana** fa. **leiantha** Pedersen, *fa. nov.*

A fa. boliviana *recedit tepalis omnino glabris. Floccus lanae infra basin eorum saepe adest, sed pedicello pertinet, nec tepalis.*

Typus : *Hunziker & Di Fulvio 21047*, Argentina, Prov. Salta, dep. Cafayate : Tolómbon, entre el límite con Tucumán y Cafayate, 1500 m, 7.4.1971 (holo-, CORD).

The only constant character separating this form from the fa. *boliviana* seems to be the completely glabrous tepals as opposed to the fa. *boliviana*, in which they all are densely woolly on the back ; as this character is easily observed, this form should deserve a name. The filaments in the few specimens examined are truncate at apex, with no trace of lateral lobes, unlike those usually found in the fa. *boliviana*.

Further material seen. — Bolivia, dep. Tarija : ruta Tarija-Villa Montes. Entre Ríos, 1330 m, orillas del río, *Krapovickas et al. 19049* (CTES). — Argentine, prov. Catamarca, dep. Fray M. Esquiú : Piedra Blanca, *B. L. Müller 108* (C). — Prov. Córdoba, dep. Cruz del Eje : al N de Cruz del Eje rumbo a Medio Naranjo, *A. T. Hunziker 12335* (CORD) ; cerca de Tuclame, *A. T. Hunziker 9109* (CORD). Dep. Ischilín : Deán Funes, *Hicken 5539* (SI, *Philoxerus heliotropifolius* Griseb. fa. *robusta* Hicken *mss.*). — Prov. La Rioja, dep. Gdor. Gordillo : Chamical, *Ruiz Leal 16660* (M). — Prov. Mendoza, Capital : pr. Parque San Martín. *Ruiz Leal 5774* (M). Dep. Las Heras : Panquhuana, *García 302 p.p.* (K). — Prov. San Juan, dep. Valle Fértil : San Agustín de Valle Fértil, *Roig 8408* (PEDERSEN).

2c. **G. boliviana** fa. **robusta** (Hicken) Pedersen, *comb. nov.*

— *Iresine heliotropifolius*[1] fa. *robusta* HICKEN, Physis 1 : 28 (1912).
— *Gomphrena lanceolata* R. E. FRIES, Ark. Bot. 16 (12) : 26 (1920).
— *Gomphrena boliviana* var. *lanceolata* (R. E. FRIES) PEDERSEN, *ined., in schedis nonnulis.*

As the name implies, HICKEN considered the large size of his plant the most salient character separating it from the fa. *boliviana*. However, this character is worthless; I have seen huge specimens of the fa. *boliviana*, 1 m or more across, in the field. An examination of his type specimen in SI showed that the outer tepals are glabrous, only the inner hairy, as opposed to the fa. *boliviana*. This character it shares with *G. lanceolata*, as FRIES expressly states in his description of the species. He cites three specimens, all from the Argentine province of Mendoza, in the following order : "*in viciniis montis Aconcagua. c : a 2700 m. s. m.*" leg. *Malme* (S), *Santa Rosa 1905* leg. *A. C. Jensen-Haarup* (C), and *Coria*, leg. *P. Jörgensen no. 221* (C). Of these three, the first named has been labelled "Typus". I can not accept this as the type, as all the tepals are conspicuously hairy, and so do not agree with FRIES' description. Of the other two, the adaxial and the outer abaxial tepals of the JÖRGENSEN specimen are glabrous, while the inner abaxial tepal in most flowers examined is more or less hairy; the JENSEN-HAARUP specimen has all three outer tepals completely glabrous as described by FRIES, for which reason I designate this the lectotype of *Gomphrena lanceolata* R. E. Fries.

HUNZIKER (1971) relegates *G. lanceolata* R. E. Fries to the synonymy of *G. boliviana*. There is, however, a slight difference in the indument of the tepals, and usually also in the shape of the filaments, which in the type specimen, and most other specimens of *G. boliviana* with all the tepals hairy, are minutely 3-lobed at the apex, while there are no traces of lateral lobes in the filaments of *G. lanceolata*. Because of this, I originally considered the two sufficiently distinct to be segregated at varietal level, intending to use FRIES' specific name. Since then I have found that these two characters do not always seem to be correlated, and the lack of hairs on the outer tepals by itself does not justify the segregation at higher level than forma — at the most — in which case HICKEN's name must be used. Unfortunately, I have used the name *Gomphrena boliviana* var. *lanceolata* on numerous annotation-labels.

MATERIAL SEEN (for the same reasons as with the fa. *boliviana*, the exact localities of collections of minor interest are omitted). — ARGENTINE, Prov. San Luis, dept. Capital : Rio Bebedero, Paso de los Algarrobos, 28.3.1911, *Franco Pastore 82* (SI, type of *Iresine heliotropifolius* fa. *robusta*). — Prov. of Catamarca, Capital, *Castillon 897* (S, LIL), *Jörgensen 1102* (SI), *Lillo 897* (LIL), *Varela 19* (LIL). Dep. Ancasti : *Brizuela 1080* (LIL). Dep. Andalgalá : *Jörgensen (LIL-12551)*. Dep. Belén : *Schreiter 10307* (LIL). Dep. Capayán : *Luna Risso 1044* (LIL), *D. L. Müller 153, 175* (LIL), *Subils 588* (CORD). Dep. Fray M. Esquiú : *D. L. Müller 69, 108* (LIL). Dep. La Paz : *A. Brizuela 419, 639, 1041, 1074* (LIL), *J. Brizuela 66, 115, 193, 621, 791* (LIL), *665* (K), *831* (C). Dep. Santa María : *Reales 1270, 1791* (LIL), *Villafañe 1235* (K), *1266* (LIL). Dep. Valle Viejo : *A. T. Hunziker 21018* (CORD). — Prov. Córdoba, dep. Cruz del Eje : *A. Cuezzo 942* (LIL), *Ragonese & Piccinini 6160* (LIL). Dep. Ischilín : *J. Brizuela 912* (LIL), *Villafañe 151* (LIL). — Prov. La Rioja, dep. Capital : *Giacomelli 4721* (G, LIL). Dep. Chilecito : *H. Pérez, ex herb. Ruiz-Leal 7896* (M). Dep. Gral. Juan Facundo Quiroga : *Roig 7753* (PEDERSEN). Dep. Gral. San Martín : *Hunziker & Caro 13578* (CORD). Dep. Independencia : *Pedersen 11807* (C). —

1. The use of the masculine form is probably explained by GRISEBACH's originally having described the species as *Philoxerus heliotropifolius*, and HICKEN's automatic transfer of all species of *Philoxerus* to *Iresine*, without correcting the gender of the epithet.

Prov. Mendoza, dep. Junín : *Pedersen 11745* (C). Dep. La Paz : *Ruiz Leal 8534, 8816* (M). Dep. Las Heras : *Burkart 2162* (S), *García 302* (LIL), *Ruiz Leal 15412* (M), *Villafañe 1090* (S). Dep. Luján : Chacras de Coria, *P. Jörgensen 221* (C, syntype of *G. lanceolata* R. E. Fries, see above); Maipú, *A. Ruiz 372* (BA), *Santa Rosa 1905, A. C. Jensen-Haarup s.n.* (C, lectotype of *Gomphrena lanceolata* R. E. Fries, see above). — Prov. San Luis, dep. Ayacucho : Luján, *Covas 1149* (SI). — Prov. Tucumán, dep. Tafí : *J. Brizuela 55, 167* (LIL).

3. **Gomphrena martiana** Gillies ex Moq.

In DC., Prodr. 13 (2) : 400 (1849).

G. martiana was described from a specimen collected by GILLIES at El Morro, Prov. of San Luis, Argentine; the tepals of this specimen, seen at K, are abundantly hairy. The species ranges from Southern Bolivia and the Gran Chaco in the North, through Central and Western Argentine as far south as the provinces of Mendoza, La Pampa, and Buenos Aires. Mainly towards the southern part of its range is found a form with glabrous tepals.

G. martiana fa. **austrina** Pedersen, *fa. nov.*

A fa. martiana *recedit tepalis omnino glabris.*

TYPUS : *T. M. Pedersen 14533*, Argentina, Prov. San Luis, dep. Gobernador Dupuy : near Unión. Roadside, open scrub, 9.3.1986 (holo-, C; iso-, CORD).

FURTHER MATERIAL SEEN. — PARAGUAY : "Paraguaria centralis" 1885-1895, *E. Hassler 90* (BM). — ARGENTINE, Prov. Buenos Aires, pdo. Pellegrini : Salliquelo, *Cabrera 7517* (LIL). — Prov. Catamarca, dep. Capital : San Fernando del Valle de Catamarca, *Castillon 14144* (LIL), *Santos Beloni 6337* (SI). Dep. Ancasti : La Brea, *Brizuela 1314* (LIL); Río Chico, *J. Brizuela 762* (LIL). Dep. Fray M. Esquiú : Piedras Blancas, *B. L. Müller 129* (LIL); Polcos, entre Banda de Varela y Capilla de la Virgen de Rosario (ruta 62) 700 m, *A. T. Hunziker 22533* (CORD). Dep. La Paz : El Aropaco, *J. Brizuela (LIL-340136)*; El Divisadero, *Brizuela 1134* (LIL); La Paz, *A. Brizuela 533* (LIL); Monte Redondo, *J. Brizuela 317* (LIL). — Prov. Córdoba : City of, *Otto Kuntze s.n.* (Z), *Castellanos s.n.* (SI), *Hieronymus s.n.* (BR, K). Dep ? : Chacra de la Merced, *M. & A. Galander ex herb. Kurtz. 8690* (CORD). Dep. ? : Estancia Germania, *Lorentz, fl. arg. no. 33* (BR, K, *Philoxerus heliotropifolius* Gr. scrips. A. GRISEBACH). Dep. Calamuchita : Valle de los Reartes, *A. Castellanos (LIL-36382)*. Dep. Colón : Ascochinga, *Giardelli 888 p.p.* (SI); Salsipuedes, *Davidson 72* (SI); Villa Allende, *Burkart 7172* (SI). Dep. Cruz del Eje : C. del Eje, *O'Donell & Rodríguez 614* (LIL); Dique C. del Eje, *O'Donell 4461* (LIL); Sierras San Marcos, *Villafañe 304* (LIL). Dep. Gral. San Martín : Est. Chañares, *Hicken 5478* (SI). Dep. Gral. Roca : Cañada Verde, *A. G. Schulz 6026* (LIL). Dep. Río IV : tramo de ruta 4 a Villa Mercedes, km 764, *Nicora 4223 p.p.* (SI). Dep. Río Seco : inmediaciones de San Miguel en el camino que lleva a San Francisco del Chañar (ruta prov. no 22), *A. T. Hunziker 11059* (CORD). Dep. Río II : Pilar, *Subils 2253* (CORD). Dep. San Alberto : entre Mina Clavero y Cerro La Gloria, *O'Donell & Rodríguez 762* (K). Dep. San Javier : Luyaba, *Castellanos (BA-10433)*; RA-148, where the road to Yacanto branches off, *Pedersen 11714* (C); San Javier, *Castellanos (BA-10431)*; entre San Javier y Las Rosas, *A. T. Hunziker 11466* (CORD); Villa Dolores, *T. Meyer 13631* (LIL); Yacanto, *Castellanos (BA-10435)*. — Prov. La Pampa, dep. Catrilo : Catrilo, *Chicchi 272* (SI), *Fortuna 46* (LIL); La Gloria, *Fortuna s.n.* (S); Lonquimay, *Fortuna 63* (LIL). — Prov. Mendoza, Dep. San Rafael : "Dünen am Rio Diamante gegenüber Fortín Nuevo", *F. Kurtz 7036* (Z). Dep. Santa Rosa : Ñacuñán, *Roig 5429* (PEDERSEN). Dep. Tupungato : La Esquina, *Ruiz Leal 1207* (SI); pr. Finca Los Helechos, *Ruiz Leal 1262* (SI). — Prov. San Luis, dep. Capital : Alto del Yeso, *J. Miers 635* (BM); "in pratis aridis circa San Luis", *C. Spegazzini s.n.* (Z); between San Luis and Río V, *J. Miers s.n.* (BM);

Chischaca, *Castellanos (BA-25/2810)*; cerca de San Jerónimo, *Cabrera 17885* (LP). Dep. Gdor. V. Dupuy : Batavia, *Molfino s.n.* (BAB). Dep. Gral. Pedernera : 20 km al S de Nueva Escocia, 860 m, *Anderson s.n.* (CORD); ruta 148 entre Lunita y ea. Tafiola, *Cano 3154* (BAB). Depts. Gral. Pedernera/Cnel. Pringles : ruta 7 entre V. Mercedes y Fraga, *Cano 3319* (BAB). Dep. Cnel. Pringles : Trapiche, *Gez (BA-31258)*. — Prov. Santiago del Estero : Ciudad de S. E., *Dihullo 43* (BM). — Prov. Tucumán, dep. Capital : San Miguel de Tucumán y alrededores, *Dinelli 828* (BAB). Dep. Trancas : Tapia, 700 m, *Lillo 18* (CORD), *Rodríguez 263* (SI), Trancas, junto a la vía férrea, *Cabrera 3052* (S); Vipos, 800 m, *Venturi 57* (BA).

4. **Gomphrena meyeniana** Walp.

Nova Acta Acad. Caes. Leopold-Carol. Nat. Cur. 16, suppl. 2 (= 19, suppl. 1) : 404 (1843).

This extremely variable species from the higher Andes has attracted the attention of several taxonomists, unfortunately not always with the best results. It is found from southern Perú through Bolivia to northern Chile and the Argentine provinces of Salta, Jujuy, Tucumán, and Catamarca, and varies in habit, shape of leaves, indument, and apparently also in the colour of the flowers. In the following, little attention is paid to variations in shape of leaves, indument, and colour, as I have been unable to correlate such variations with other characters that could be of taxonomic significance. This is not to say that forms based on characters not considered here might not be genetically fixed, but this would have to established by experimental cultivation through some length of time, and could result in multiplying the infra-specific taxa to an impossible extent. Very likely the mountainous nature of the area the species inhabits provides numerous barriers that prevent interbreeding between the various populations and so has favoured the evolution of more or less stable local races. Probably it is this bewildering number of forms that has prompted authors like STANDLEY (1937) not to accept any division of the species. On the other hand, I believe it possible and of some use to distinguish at least five varieties, which may be separated by the following key :

A. Flowering stem scapose, without other leaves than the leafy bracts of the involucre.
  B. Tepals all glabrous .... a. var. *meyeniana*
  B′. At least some tepals hairy.
    C. Three outer tepals glabrous, or sometimes a line of hairs on the covered side of the inner abaxial tepal, two inner tepals hairy .... e. var. *genuina*
    C′. Tepals all hairy .... c. var. *conwayi*
A′. Flowering stem usually with leaves.
  D. Outer tepals — sometimes all — generally glabrous.
    E. Lateral lobes of filaments O or scarcely indicated. Flowering shoots occasionally branching. .... f. var. *tucumanensis*
    E′. Lateral lobes of filaments distinct. Flowering shoots never branching .... d′. var. *flaccida* fa. *levitepala*
  D′. Tepals all hairy; lateral lobes of filaments normally distinct. Flowering shoots apparently never branching.
    F. Flowering shoots stiffly upright; cauline leaves mostly alternate .... b. var. *caulescens*
    F′. Flowering shoots flaccid, decumbent; cauline leaves often opposite .... d. var. *flaccida* fa. *flaccida*

4a. **G. meyeniana** var. **meyeniana**

— *Gomphrena meyeniana* var. *aureiflora* STUCHL., Beih. z. Bot. Centralbl. 30 (2. Abteil.) : 406 (1913), *nomen*; Feddes Repert. 12 : 521 (1913).

A sheet in B bears the following labels : 1) " *Gomphrena* (*Hebanthe* Mart.) *Meyeniana* Walp. / Peru — In planit. circa Tissaloma 4/31 / 15000. / F. J. F. MEYEN ded. 1833 ". — 2) " Ex Herb. Kunth. / *Gomphrena Meyeniana* / Walpers / Peru — In planit. circa Tissacoma 4/31 / 15000. Meyen ". — 3) " *G. Meyeniana* Walp. var. *aureiflora* Stuchlík / Zürich 10 09 12 / Jar. Stuchlík ". I have not been able to identify with certainty the hand that wrote the name on label (1), but suppose it to be WALPERS'; the name on label (2) appears to be written by KUNTH; label (3) is in STUCHLÍK's very characteristic handwriting.

Gomphrena meyeniana var. *aureiflora* was based on the material in B of *P. G. Lorentz "58 et 567"* (the latter is probably *Lorentz & Hieronymus 567*), and on the MEYEN specimen. Of the three syntypes cited, the only one now present in B is the MEYEN specimen; the other two are presumably lost. For this reason, I will consider the MEYEN specimen the lectotype of *Gomphrena meyeniana* var. *aureiflora* Stuchl.; with this lectotypification, the name automatically falls into synonymy. (STUCHLÍK's " var. *genuina* ", on the other hand, from the material cited does not comprise the type of the species.)

The tepals of the var. *meyeniana* are glabrous; their colour may vary from whitish to shades of yellow, for which reason STUCKLÍK (1913*a, b*) divided the species into three varieties, based on the colour of the flower. The range of the var. *meyeniana* is that of the species.

ADDITIONAL MATERIAL SEEN. — " America meridional. " *Cuming s.n.* (UPS, " *verisim. Chile vel reliquae* " scrips. ?). — PERU, loc. ?, *Weddell s.n.* (P). — Dep. Arequipa, prov. Gaylloma : between Tuti and Sibayo, 3700 m, *Ragnhild Liljekvist 157* (C). — Dep. Puno, prov. Carabaya : Pampa de Lacka 4360 m, *Vargas C7121 p.p.* (BM). Prov. San Roman : Tincopalca 4200 m, *Rauh & Hirsch P632a* (HEID). — BOLIVIA, loc. ?, *Bridges s.n.* (BM). — Dep. Chuquisaca, prov. Mendoza : Tomina, *Weddell 3913 p.p.* (P). — Dep. Cochabamba, prov. Cercado : Puna de Putuyumi, 4000 m, *Steinbach 4079* (*p.p.* ?) (LIL, M). — Dep. La Paz, prov. Sud Yungas : Chulumani, 4000 m, *A. Bridarolli 4303* (LP); Prov. Murillo : am Chacaltaya 4500 m, *Buchtien 9374* (G, HB, K, M, S); viciniis urbis La Paz, via ad Coroico, Lancha, Cucuta, 4000-5000 m, *Mandon 1017 p.p.* (BM, K); Talca Chugiagiullo, *Miguel Bang 812 p.p.* (BM, K). — Dep. La Paz ? " Andes and Yungas " 14.000-15.000 ft., *Pearce s.n.* (BM, K). — Dep. Potosí, prov. Surlipez : usina Corina, ca. 4300 m, *Barbara Ruthsatz 875* (PEDERSEN). — CHILE, prov. Tacna, dep. Tacna : Cordillera, Volcan Tacora, Chislluma, 4500 m, *Werderman 1154* (E). — Prov. Tarapacá, dep. Tarapacá : Cordillera de Tarapacá, leg. ?, " *comm. R. A. Philippi* " (E); co. Columfusca, La Escalera, 4400 m, *Werderman 1078* (E, G, K, M, S). — ARGENTINE, Prov. Catamarca, dep. Capital : El Rodeo, *Castillon 2054* (LIL). Dep. Capital ? sierra de Ambato (falda E) subiendo desde El Rodeo hacia el cerro Manchado, 2900-3100 m, *A. T. Hunziker 19172* (CORD, PEDERSEN). Dep. Ambato : cerro El Manchado, 3500 m, *Goldbach 411, 481* (LIL). Dep. Andalgalá : sierra Aconquija, cerro Negro, falda sur, *Rohweder (LIL-63972)*; cerro del Campo Grande, *Schickendantz 147* (GOET); cerro Puñal, 3800 m, *Rohweder (LIL-29332)*; Cuesta de Capillitas, *C. L. Cristobal 503 (LIL-474766 p. min. p.), Cabrera et al. 14115* (LP); La Ollada, *Jörgensen 1106 (LIL-12515, 18787 p.p.)*; río Potrero superior, 3200 m, *Sleumer 1888* (LIL). Dep. Belén, loc. ?, *Castillon (LIL-12793)*; Alpen von Belén, Vayas Altas 9-10.000', *Lorentz 593* (GOET); cuesta de Nacimientos, camino a Laguna Blanca, *Legname & Vervoorst 65* (LIL); Portezuelo de r. Blanco arriba de Granadillos, 2950 m, *Sleumer & Vervoorst 2540* (LIL). Dep. Pomán : Rincón, *Castillon (LIL-12796)*. Dep. Tinogasta : La Tranca a La Cupito, 3300 m, *Schreiter 6229* (LIL). — Prov. Jujuy, dep. Capital : refugio del nevado de Chañi, 4200 m, *Fabris et al. 4030* (LP). Dep. Humahuaca : cerro de Caspala, 3000 m, *Venturi 8613* (LIL, SI); ± 22 km de Humahuaca hacia Palca de

Asparzo, ± 3900 m, *J. H. Hunziker et al. 10413* (SI); Mina Aguilar, ladera, 4500 m, *Frangi & Kiesling 37* (LP), veta 4500 m, *Barbara Ruthsatz VI.31*, entre molino y veta, same *(19) 1*, toma de agua de molino, same *(57) 16* (all PEDERSEN), ca. 4 km al N del molino de mina Aguilar, 4000 m, *J. H. Hunziker et al. 10561* (SI); Tres Cruces, *Soriano 660* (SI), *Fabris & Marchionni 1753* (PEDERSEN); camino Tres Cruces a Mina Aguilar, 4050 m, *Barbara Ruthsatz (71) 17* (PEDERSEN). Dep. Rinconada : Mina Pirquitas, al S de la mina, ± 4500 m, *Helga Schwabe et al. 804, 835* (LP). Dep. Santa Catalina : entre Timón Cruz y mina San José, 3600 m, *F. Claren ex herb. Kurtz 11585 p.p.* (BAF); NB ! specimens from this collection in other herbaria are var. *conwayi*. Dep. Tumbaya : camino al Abra del Lipán, 3900 m, *Cabrera et al. 30554* (SI); Abra de Lipán, 4200 m, *Cabrera et al. 31710* (SI); Abra de Pives, 3900 m, *Cabrera 18533* (LP), cumbre, 4050 m, *Sleumer 3200* (LIL); El Quemado, ruta 52, 4100 m, *Nicora et al. s.n.* (PEDERSEN). Dep. Valle Grande : Santa Ana, *Burkart & Troncoso p.p. (SI-11770)*. Dep. Yaví : Abra de Lizoite, 4450 m, *Fabris & Zuloaga 7753* (LP), *Barbara Ruthsatz VIII.76* (PEDERSEN); cerro Cajas, 4300 m, *Sleumer 365* (LIL); Quebrada de Cajas, cerros, 4000 m, *Cabrera 7843* (LP). — Prov. Salta, dep. Cachi : Cuesta del Obispo, 3720 m, *Garolera & Romero (LIL-186915)*. Dep. Cafayate : loc. ?, *Rodríguez 1322* (LIL, M); Cuesta de Arca, *C. Spegazzini s.n.* (LPS); La Laguna, leg. ? *(LIL-12506)*. Dep. Caldera : Los Potreros, *Lorentz & Hieronymus 188* (BA, K); Quebrada del río Potrero, Castillo, 3800 m, *Sleumer 2999* (LIL). Dep. La Viña, loc. ?, *C. Spegazzini 147* (LP). Dep. Rosario de Lerma : Umgebung des Nevado del Castillo, 10-15.000', *Lorentz & Hieronymus 29* (CORD, GOET). Dep. Santa Victoria : camino Abra de Lizoite a Santa Victoria, 3800 m. *Cabrera & Kiesling 25093* (LP). — Prov. Tucumán : loc. ?, *C. Spegazzini s.n.* (LPS). Dep. Chicligasta : ea. Santa Rosa, pto. La Cueva, 4000 m, *Venturi 3177* (LIL, M, SI), *4797* (BA, LIL, SI). Dep. Río Chico ? entre El Molle y Las Lagunas, *Castellanos (BA-14678)*. Dep. Tafí : loc. ?, *Castillon 484a* (LIL); camino a Amaichá, *Morello et al. (LIL-505163)*; Colalao del Valle, cumbre del Cajón, 3900 m, *Schreiter 5493, 5494* (LIL); sierra del Cajón, Los Chuscus, 4000 m, *Venturi 4513* (LIL); cumbres Calchaquíes, 4200 m, *Lillo 5527 p.p.* (LIL), *5537* (M); Cumbres Calchaquíes, Alazán, *Castillon 2510* (LIL), *Sparre 8577* (LIL); filo al NW de Quebr, Alazán, *S. Halloy 595* (LIL); co. Bayo, alrededores del refugio, 26°43' S-65°42' W, 4200 m, *Gómez Sosa & Mulgura 162, 197* (SI); Cumbres Calchaquíes, Abierto de Lara, 4000 m, *Baer s.n. p.p.* (BA, BAF, LIL, LP, S, SI); Quebrada del Matadero, 4200 m, *E. de la Sota 2718* (LP); cumbre de Chaquivil, *D. Olea 234 p.p.* (BAB); NB : other specimens from this collection are var. *genuina*; Illcopot (??), *Castillon 2538* (LIL); Infiernillo, *Castillon (LIL-12791), C. L. Cristóbal 126 p.p.* (LIL), *Krapovickas et al. 21861* (CTES), *O'Donell 4603 p.p.* (LIL), *A. G. Schulz 6657* (CTES), *Sparre 5982 p.p.* (LIL), Infiernillo, "La Eugenia", *Castillon 3175* (LIL); Infiernillo a cumbres de Amaichá, 3000-3500 m, *Schreiter (LIL-12781)*; Lara, *Rodríguez 290* (LIL, M); cerro Muñoz, Ciénaga Grande 3400 m, *Lillo 2976 p.p.* (LIL), 4000 m, *4239*, 3900 m, *7394* (LIL, M), *Castillon 786a, 787a* (LIL), cerro Muñoz, Puesto Viejo, *Fabris 1531*; cerro Negrito 4000 m, *Sparre 6046* (LIL); Quebrada del Barón, 3300 m, *Fabris 1399* (LP), 3700 m, *Turpe 325* (LIL); La Puerta, camino de San José a Las Lagunas, 3800 m, *Olea (LIL-12789)*; Peñas Azules a río de la Puerta, 3600-3800 m, *Schreiter 7029* (LIL, M); Real del Derrumbado 3800 m, *Schreiter 4202* (LIL, M); Real de los Ojos de Agua, *Schreiter (LIL-94664)*; San José, senda del medio a La Queñoa, *Schreiter 6964* (LIL). Dep. Trancas : Las Burras (Abra de Barburín) *Cuezzo & Legname 2184* (LIL); cumbre alto del Chorro 4000 m, *Schreiter 395* (LIL, M).

4b. **G. meyeniana** var. **caulescens** Holzh.

Mitteil. Bot. Staatssamml. München 2 : 229 (1956).

This variety is very easily recognized because of its leafy and stiffly upright (to judge from herbarium specimens) flowering shoots, and the material seen is remarkably uniform. The cauline leaves are mostly alternate, sometimes opposite, mostly acute or acutish, frequently somewhat crispulous in the margin. Tepals densely brownish-woolly on the back, apex of filaments distinctly 3-lobed. It seems to be confined to the region of El Volcán in the department to Tumbaya of the Argentine province of Jujuy; in all, I have seen 14 collections of it : *Castillon 6657* (M, type), *Cabrera et al. 12946, 16950, 18259, 21730* (LP), *Castillon 136,*

9220 (LIL), same *s.n. (LIL-12801), Fabris et al. 6142, 6180* (LP), *Kiesling et al. 900* (SI), *Schreiter 292* (BA), *2569* (LIL), and *Venturi 4970* (BA, BAB, LIL, LP, SI).

4c. **G. meyeniana** var. **conwayi** (Rusby) Suesseng.

Feddes Repert. 35 : 314 (1934).
— *Gomphrena conwayi* RUSBY, Bull. New York Bot. Gard. 8 : 89 (1912).

G. conwayi was described from Southern Perú, and reduced to varietal rank by SUESSENGUTH; as was the case with his var. *acaulis* (= var. *genuina*), discussed below, his concepts of this taxon and its limits seem to have been far from clear. I have not seen the actual holotype, but the duplicates of it seen are so homogenous, that I believe myself justified in basing my opinion on them. The leaves are elliptic or narrowly elliptic, rarely, if ever, broadly spathulate as in the var. *meyeniana*, but the most stable character seems to be the woolly perianth; possibly, it may have a slightly better claim to varietal status than the var. *genuina*.

MATERIAL SEEN. — PERU, dep. Puno : near Juliaca 12.5.1902, 12500 ft., *R. S. Williams 2519* (Type, K). — "Andes of Cajamarca", *William Lobb s.n.* (BM), locality more then doubtful. — Dep. Puno, prov. Lampa : Lampa, *Rauh & Hirsch P648* (HEID). — Dep. Cuzco, prov. Espinar : Hacienda Lurucuchi, alt. 3950 m, *Vargas C. 10552* (LIL). — Dep. Puno, prov. Melcar : Chuquibambilla, *Pennell 13352* (K). Collacache, "*comm. Col. R. J. Stordy*" (K). Prov. San Román : Juliaca, altitude 12000-13000 ft., *Stafford 248* (K). Prov. Puno : Pampa de Vilque at km 30 on Puno road ca. 3 km SE of Vilque, alt. ca. 3700 m, *H. H. et C. M. Iltis, D. et V. Ugent 1357* (K). — Department? : between Puno and Lake Salinas, *Christopher Sandemann 3882 p.p.* (K). — BOLIVIA, dep. Oruro, prov. Cercado : Hacienda Huanocoma prope Eucalyptus, *Hammerlund 96* (S). — "Andes S. Chile", *Mr. Lobb s.n.* (K), locality more than doubtful!. — ARGENTINE, prov. Jujuy, dep. Humahuaca : abra entre Iturbe e Uruya, 4000 m, *Barbara Ruthsatz (314) 17* (PEDERSEN); Mina Aguilar, 4000 m, *Cabrera et al. 18967* (LP), *Barbara Ruthsatz (54) 13*; camino Tres Cruces a Mina Aguilar, same *(70) 15* (both PEDERSEN). Dep. Cochinoca, Tres Cruces, sobre el cerro, *Soriano 660* (BAB). Dep. Tilcara, cerro al E de Huacalera 3700 m, *Werner 3918* (BAA). Dep. Valle Grande, Santa Ana, praderas, *Burkart & Troncoso (SI-11682), 11770* : material mixed with var. *meyeniana* and *genuina*, on the whole doubtful). — Prov. Salta, dep. La Viña? : sierras entre La Viña y Amblayo, *Castellanos (BAB-46717)*. Dep. San Carlos : Amblayo, *A. T. Hunziker 2526* (SI). Dep. Santa Victoria : camino a Santa Victoria, curva del Diablo, 3500 m, *E. de la Sota 4133* (LP). — Prov. Tucumán, Dep. Tafí : ciénaga en el camino a Tafí al concluir la cresta, 2600 m, *Lillo* (*LIL-12518*, M); further collections from that region : *Sparre 5982 p.p.* (LIL), *Krapovickas et al. 21860* (CTES), *Lillo 2976 p.p.* (LIL), *Descole 1907* (LIL), *Castillon 461, 484a p.p., 3231* (LIL, M).

4d. **G. meyeniana** var. **flaccida** Pedersen, *var. nov.*

A varietatibus meyeniana, *acaule et conwayi recedit ramis annuis florigeris foliosis, a var.* caulescente *habitu flaccido, decumbente ; ut in hac filamenta apice manifeste trilobulata sunt tepalaque plerumque lana obtecta.*

TYPUS : *A. L. Cabrera et al. 31577*, Argentina, prov. Jujuy, dep. Tilcara : Quebrada de Guasamayo, 2600-2800 m, 13.2.1980 (holo-, SI).

This variety is extremely close to the var. *caulescens*, and were the material referred to the latter not so remarkably homogeneous, I should without hesitation have included it here,

about the only difference being the weak, decumbent flowering shoots. The cauline leaves are frequently opposite, less frequently so in the var. *caulescens*, but in both varieties opposite and alternate leaves occur.

FURTHER MATERIAL SEEN. — PERU, dep. Puno : Canjata, peninsula Lake Titicaca, *Tutin 963* (BM). Prov. Huancane : 1 km from Huancane on road to Juliaca,15°12′ S-69°42′ W, *Hawkes, Hjerting, Cribb & Huaman 4122* (C). — BOLIVIA, dep. Cochabamba, prov. Carrasco : cerro Sipascoya bei Pojo, ca. 3800 m, *Herzog 2059a* (L). — Dep. Tarija, loc. ?, "in saxosis 2200 m", *K. Fiebrig* (SI). Prov. Méndez : Izcayachi, 3100 m, *Fiebrig 3202* (M); Izcayachi, 3500 m, und Puna Patanca, 3900 m, *Fiebrig 3029* (L, LIL, M, SI). — ARGENTINE, prov. Jujuy, dep. Cochinoca : cerro Bayo 22°42′ S-65°55′ W, Pastor Arenas, *Giberti & Martínez s.n.* (BACF); lago Tres Cruces, *Fritz Claren, ex herb. Kurtz 11666* (S); Tres Cruces, alrededores, 3700 m, *Fabris & Marchionni 1783* (LP). Dep. Humahuaca : Chucalesna FCCN, 2800 m, *Castellanos (BA-32356, 32427)*; Esquinas Blancas, *Castellanos 35 (BA-32380), Cabrera et al. 27428* (SI); de Iturbe a Chaupí Rodeo, 3500-4000 m, *R. Kiesling et al. 3502* (SI); Laguna Blanca x Tres Cruces, *Castellanos (BA-32354)*; Mina Aguilar, 4000 m, *Cabrera et al. 19013, 20673* (LP); Mina Aguilar, arriba del molino, altitud ca. 4200 m, *Sleumer 3416* (LIL); arroyo Padrioc, El Aguilar 3800 m, *Jorge Fernández (BAA-4728)*; de Pucará a Palca de Asparzo, ca. 3500 m, *Kiesling 3502* (SI), 3500-4000 m, same *3516* (SI). Dep. Rinconada : Mina Pirquitas, 4300 m, *Helga Schwabe et al. 939* (LP). Dep. Rinconada/Yaví : entre Ciénaga Grande y Cerrillos, *Castellanos (BA-20058)*; Rinconada, 4000 m, cerros, *Cabrera 7765* (LP). Dep. Santa Catalina : Sta. Catalina, *F. Claren ex herb. Kurtz 11461* (S); Mina Perdida, ca. 4100 m, same *11505* (BAF, S). Dep. Tilcara : Alfarcito, 3000 m, *Cabrera 13142* (LP); Huacalera, terrazas en la ladera E, 2800 m, *Cabrera 12033* (LP); al E de Huacalera, 2350 m, *Werner 352* (BAA); cerro(s) al E de Huacalera, 3600-3900 m, *Werner 391A, 430A, 430B, 448* (BAA); Maimará-Laguna Colorada, 4000 m, *Budín 20* (LIL, M); al E de Maimará, sierra de Zenta, *Budín (BA-31/154)*; same place and collector *(SI-15029)*; Pampa Corral, 3800 m, *Fabris et al. 6359* (LP); Quebrada de Guasamayo, 2600-2800 m, *Cabrera et al. 31577* (SI); sierras de Tilcara, altitud 3000 m, *Cristóbal & Türpe 40* (LIL); Tilcara, cerro Negro, altitud ca. 3200 m, *Sleumer 3341* (LIL). Dep. Tumbaya, cerro del Molino, *M. Medinaceli s.n.* (BAF); cerro de Molle Punco, *Medinaceli s. n.* (BAF); Purmamarca, Tascal, 3400 m, *Cabrera 15133* (LP); camino de Purmamarca al Abra de Lipán, ca. 3300 m, *Kiesling et al. 5191* (SI); subida de Purmamarca a Abra de Pives, 3700 m, *Cabrera et al. 26394, 26397* (LP); Quebrada Grande de Tumbaya, 2500 m, *Kiesling et al. 3435* (SI). Dep. Yaví : La Quiaca, altitud 3450 m, *T. Meyer (LIL-33723, 34137), A. Soriano 516* (SI), *616* (BAB); La Quiaca-Villarón, altitud 3442 m, *Schreiter 10855* (LIL); abra de Lizoite, *B. Ruthsatz (350)5* (herb. PEDERSEN); Quebrada de Cajas, *Cabrera et al. 21534* (LP); Quebr. cerro Negro, altitud 3600 m, *T. Meyer s.n.* (LIL); Abra de Yaví, 3400 m, *Cabrera et al. 15298* (LP).

While the majority of the material belonging to this var. has all the tepals densely hairy, a few specimens from the Argentine prov. Jujuy and Southern Bolivia have completely glabrous tepals. These can be segregated as :

4d′. **G. meyeniana** var. **flaccida** fa. **levitepala** Pedersen, *fa. nov.*

A G. meyeniana var. flaccida fa. flaccida *differt tepalis omnino glabris.*

TYPUS : *A. L. Cabrera & R. Kiesling 25164*, Argentine, Prov. Jujuy, dep. Yavi : subida al pie del Abra de Lizoite, 4000 m, 19.4.1974 (holo-, LP).

FURTHER MATERIAL SEEN. — ARGENTINE, Prov. Jujuy, dep. Yavi : Chocoite, *Cabrera et al. 21547 p.p.* (LP, mixed with var. *conwayi*). Dept. Tumbaya : Tascal, 3400 m, *Cabrera et al. 15133 p.p.* (LP, mixed with fa. *flaccida*). — Prov. Salta, dep. Poma : Quebrada de Cobres, 3500 m, *Cabrera 8729* (LP).

4e. **G. meyeniana** var. **genuina** Stuchl.

Beih. z. Bot. Centralbl. 30 (2. Abteil.) : 406 (1913), *nomen*; Feddes Repert. 12 : 345 (Aug. 1913).
— *Gomphrena acaulis* RÉMY, Ann. Sc. Nat. Bot., ser. 3, 6 : 350 (1846).
— *Gomphrena meyeniana* var. *albiflora* STUCHL., Beih. z. Bot. Centralbl. 30 (2. Abteil.) : 406 (1913), *nomen*; Feddes Repert. 12 : 521 (Dec. 1913).
— *Gomphrena meyeniana* var. *acaulis* (REMY) SUESSENG., Feddes Repert. 35 : 313 (1934).

Gomphrena meyeniana var. *genuina* is not based on the type of the species, but on two collections from Bolivia, *d'Orbigny* (P), and *Mandon* (BM, P), both cited without number. The only D'ORBIGNY specimen of this species in P seems to be no. *1479*; this is also the type of *Gomphrena acaulis* Remy. There are two MANDON collections in P, no. *983*, similar to *d'Orbigny 1479*, and *1017*, also represented in BM and G; this collection is a mixture of var. *meyeniana* and *conwayi*. To avoid the problems of a mixed type collection, I shall choose the D'ORBIGNY specimen in P as the lectotype of *Gomphrena meyeniana* var. *genuina* Stuchl., which so becomes identical with *G. acaulis*. Although STUCHLÍK describes his variety as "die ursprüngliche typische", the fact that he does not cite the type specimen of the species in the protologue, in addition basing a different variety in part on that very specimen, makes Art. 26.1 of the Code inapplicable in this case, notwithstanding the possible intentions of the author, and obliges us to use the name *genuina* at varietal level instead of SUESSENGUTH's later var. *acaulis*.

An inspection of the type specimen of *Gomphrena acaulis* = *G. meyeniana* var. *genuina* showed that the two inner tepals of the flower are hairy, and this is about the only reliable difference I could find. The leaves are usually narrower, but as mentioned above, leaf-shape is too variable within this species to be of much use as a distinctive character. Already MOQUIN-TANDON (1849), who recognized *Gomphrena acaulis*, while listing *G. meyeniana* among the species not sufficiently known, suspected from the descriptions that the two were identical, and later STUCHLÍK (1913*a*) united both under *G. meyeniana*, which he divided into three varieties. SUESSENGUTH (1934), while agreeing with STUCHLÍK that *G. acaulis* did not merit status as species, apparently found sufficient differences between the two to separate *G. acaulis* as a variety of *G. meyeniana*, though from his arguments, and from his determinations of various specimens in the herbaria seen, he seems to have had somewhat hazy ideas about the nature of these differences. The varieties proposed by STUCHLÍK he disregarded altogether. His treatment was followed by his pupil Elisabeth HOLZHAMMER (1955, 56), who scarcely improved her master's work.

Though the slight differences between *G. meyeniana* and its variety *genuina* (= *G. acaulis*) are scarcely sufficient to justify segregation at varietal level, I let it remain as such in order not to complicate the nomenclature more than necessary.

Gomphrena meyeniana var. *albiflora* was described from a Bolivian collection, *Buchtien s.n.* (M, PR). Of this I have seen the specimen in M, with STUCHLÍK's annotation; it is no different from *d'Orbigny 1479*.

MATERIAL SEEN. — BOLIVIA, dep. Potosí : "coteaux des Mont : es de las Lagunas de Potosi. Petite plante à fleurs blanches étalée par la terre. Rare" *A. d'Orbigny Phan. 1479* (P, *Gomphrena acaulis* scrips. Jules RÉMY, holotype of *Gomphrena acaulis* Rémy, lectotype of *Gomphrena meyeniana* var. *genuina*

Stuchl.). — PERU, dep. Puno (?) : between Puno and Lake Salinas, 14500 ft., *Christopher Sandeman 3882* (K); dep. & prov. Puno, cerro El Calvario, *Acevedo 146* (LIL). Prov. Carabaya, pampa de Lacxka, alt. 4360 m, *Vargas C7121* (LIL). — BOLIVIA, loc. ?, *Mandon 983* (P). — Dep. & Prov. ? : Cordillera de Sombreros, 3200 m, *Troll 734* (M). — Dep. La Paz, prov. ? : Altiplanicie, 4100 m, *Buchtien 1481* (L, M, S). Prov. Pacajes : Rio Mauri/General Campero, 3900 m, *W. Forster s.n.* (M). Prov. Murillo : Chugiaguillo prope La Paz, 3700 m, *Hauthal 378* (GOET), Talca Chuguiaguillo, *Miguel Bang 812 p.p.* (E). Prov. Ingavi, granja de Cordepas en Huacullani 3950 m, *Beck 333* (PEDERSEN); Pampahuasi 3900 m, *Barbara Ruthsatz 526* (PEDERSEN); prov. Omasuyos, Velagne, a la altura de Pucarani, en la ruta La Paz-Huarina, *Krapovickas 7081* (LIL). — ARGENTINE, Prov. Jujuy, dep. Tilcara : Quebrada de Ventura, 3800 m, *Cabrera & Hernández 13995* (LP : in many flowers a few hairs on the covered side of the inner abaxial tepal). Dep. Yaví : Abra de Cajas, *Cabrera et al. 17574* (LP). — Prov. Tucumán, dep. Río Chico, quebrada del río Chilimayo, leg. ? no. *2653 (LIL-535403*). Dep. Tafí, cumbres Calchaquíes, *Lillo 5527 p.p. (LIL-12517 p.p.)*; cumbre de Chaquinil, *Olea 234* (LIL); Lara, *Rodríguez 290 p.p.* (BA); cumbre de Mala-Mala, 3400 m, *Lillo 3435*(LIL); río Infiernillo, 2600 m, *Lillo 1271* (M); Infiernillo, *O'Donell 4603 p.p.* (LIL), *E. de la Sota 231* (LIL), *Krapovickas & Cristóbal 20513* (CTES); km 82 subida a Vaca Parada al N de Tafí del Valle, 3800 m, *Diers 274* (SI). Dep. Trancas : cumbres Calchaquíes, entre dos peñas, *Venturi 4512* (LIL).

4f. **G. meyeniana** var. **tucumanensis** Pedersen, *var. nov.*

Rami florigeri decumbentes, plerumque foliosi, interdum ramosi. Tepala glabra vel interiora duo lanosa, interdum omnia lana obtecta, filamenta staminorum apice haud lobata.

TYPUS : *P. G. Lorentz & G. Hieronymus 567*, Argentine, Province of Tucumán, dep. Trancas : sierra de Tucumán, La Ciénaga, 10-17.1.1874 (holo-, GOET; iso-, CORD).

This admittedly rather weakly defined variety comprises a number of specimens of very similar aspect, which I have been unable to accomodate in any of the other varieties recognized here. The most striking character are the branching flowering shoots; unfortunately this can only be observed in a limited number of specimens, but nearly always a pair of stalked leaves are found a little below the involucre of the inflorescence. The indument of the tepals varies considerably, but I do not feel tempted to subdivide this var. further; however, it seems to set it apart from the var. *caulescens* and *flaccida*; also, the filaments are not lobed at apex. The var. is found in the mountains of the Argentine Province of Tucumán and adjacent Catamarca, also in the mountains of Calilegua in the Province of Jujuy, regions floristically similar, which supports the hypothesis that the material referred here is truly related.

FURTHER MATERIAL SEEN. — ARGENTINE, Prov. Catamarca, dep. Andalgalá : loc. ?, *Sanzin 2680* (BA); Cuesta de Mina Capillitas, 3100 m, *Cabrera et al. 24752* (LP); La Hoyada (Ollada), 3100 m, *P. Jörgensen 1106* (LIL *p.p.*, M). — Prov. Jujuy, dep. Valle Grande : Serranía de Calilegua, Cerro Amarillo, 3300 m, *Fabris s.n.* (LP); Cerro Hermoso, *Fabris 5357, 5400, 5812* (LP). — Prov. Tucumán, dep. Chicligasta : entre La Cascada y Las Cuevas, alt. 3000 m, *T. Meyer 14953* (LIL). Dep. Tafí : Río Infiernillo, alt. 2600 m, *Lillo (LIL-12519)*; El Infiernillo, alt. 3042 m, *O'Donell & Meyer 5286* (LIL); cerro Muñoz, Ciénaga Grande, alt. 3400 m, *Lillo 2976* (LIL).

5. **Gomphrena pallida** (Suesseng.) Pedersen

Darwiniana 20 : 282 (1976).

A very distinct specimen of this species, not readily recognized as belonging here, is better considered a distinct variety :

G. pallida subsp. **pallida** var. **diffusa** Pedersen, *var. nov.*

A var. pallida *recedit habitu diffuso, floribus minoribus, bracteolis quam tepalis minoribus : haec integra, glabra, ad 4.5 mm longa, oblonga, acuta ; filamenta fere ad insertionem antherarum connata, bifida, lobulus antherifer nullus, laterales apicem antherae vix attingentes. Ceterum ut in* var. pallida.

TYPUS (*Specimen unicum adhuc notum*) : *A. Schinini, C. Quarín, M. M. Arbo & S. M. Pire 10114*, Argentine, Prov. Jujuy, dep. Capital : Cuesta de Yala, inter rupes 2.11.1974 (holo-, CTES).

6. **Gomphrena paranensis** R. E. Fries

Ark. Bot. 16 (12) : 36 (1920).

This species was described from the Southern Brazilian state of Paraná, and has later been found in the neighbouring state of São Paulo (SIQUEIRA, 1980). A very closely related plant grows in Central Paraguay :

G. paranensis subsp. **paraguariensis** Pedersen, *subsp. nov.*

Herba certe perennis, erecta, ad 70 cm vel ultra alta, foliis basalibus rosulatis, caulinis valde reductis vel nullis.

Radix palaris plus minusve 1 cm crassus. Caulis florifer 0.2-0.3 cm crassus, teres, pilis simplicibus antrorsis appressis spisse obtectus. Folia basalia sessilia, 3-6 cm longa, 1.3-2 cm lata, anguste obovata oblanceolatave, plerumque obtusa, aliquot tamen acutiuscula, supra pilis hyalinis ferruginiis patentibus, subtus densius pilis mollibus albidis vestita ; caulina vix centimetralia, linearia, acuta. Flores in spicastris globosis ad 15 mm diametro, terminalibus exillaribusque, sessilibus aut ad 50 mm longe pedunculatis, bracteis coriaceis tomentellis 3-4 mm longis suffultis, in spicis compositis 2-3-articulatis dispositis : bractea floris chartacea, plus minusve 3 mm longa, ovata, acuta, mucronata, glabra vel tomentella ; bracteolae scariosae, large 4 mm longae, ovatae, acutae, apiculatae, valde concavae, ecristatae, glabrae vel sursum puberulae ; tepala sub-cartilaginea, 5.8-6 mm longa, linearia, acutissima, uninervia, dimidia pars eorum inferior lana obtecta ; stamina quam tepala manifeste longiora, ad 7.5 mm , antheris ca. 2.5 mm longis, filamenta inferne connata, partes liberae ad 1,25 mm longae, trifidae, lobulus antherifer diminutus, laterales oblongi, obtusi, apices antherarum haud attingentes ; germen ca. 0.7 mm longum, globoideum, stylo 0.5 mm longo cum stigmate vix eo latiore bifido ca. 1.25 mm longo munitum. Fructus non vidi.

A subsp. paranensi *praecipue differt forma foliorum, bracteolis crista destitutis, et staminibus exsertis antheris majoribus munitis.*

TYPUS : *Pedersen 9539*, Paraguay, dep. Paraguarí, near Caapucú, 12.11.1969 (holo-, C ; iso-, herb. PEDERSEN).

Apart from the type collection, I have seen no other material of this plant. While clearly different from its Brazilian relative, it scarcely merits specific status, the most striking differences being the shape of the leaves, and the absence of a crest on the bractlets, but the importance of this latter character must not be over-emphasized ; FRIES, in his description of *Gomphrena paranensis* notes that the crest is very narrow, only visible with the aid of a good lens, and I myself have found that it varies in width from 0.4 mm to less than 0.1 mm and almost rudimentary. In other species of *Gomphrena* we may meet with forms with a well-developed crest, and others with no crest at all.

7. **Gomphrena pumila** Gill. ex Moq.

In DC., Prodr. 13 (2) : 400 (1849).
— *Gomphrena pygmaea* SUESSENG., Mitteil. Bot. Staatssamml. München 1 : 105 (1952).

Gomphrena pygmaea was described from three tiny flowering shoots in BM; the underground parts are missing, which led SUESSENGUTH to assume that the plant was annual. An inspection of the type (and only) collection, of which I was able to boil and dissect a flower, showed it to be identical with GILLIES' specimen in K of *Gomphrena pumila*, which came from the same area.

8. **Gomphrena virgata** Mart.

N. gen. sp. pl. Bras. 2 (1) : 16 (1826).
— *Gomphrena anti-lethargica* ALV. SILV., *in* PIO CORREA, Dicc. pl. uteis : 467 (1926); Floralia montium 2 : 41 (1931). "*In campis in Norte de Minas, ubi sub nomine Cangussu branco cognita est; n. 727 in herbario Silveira... Specimen a Dr. Leo Gillot herbario Silveira offertum fuit*".

A sheet in R is labelled "*Herbarium Silveira / No. 727. / Amaranthaceae / Gomphrena anti-lethargica* Alv. Silv. / Brasil — Minas Gerais / Vulgo / Ganguçu branco / Norte de Minas / Offert Dr. GILLOT 30-10-922.". — Partly lying loose on the sheet, partly contained in a large envelope, are a number of fragments showing widespread damage by insects, which almost certainly constitute the holotype. Despite its very poor condition, the material can be identified as *Gomphrena virgata*.

9. **Gomphrena vitellina** Pedersen, *sp. nov.* — Fig. 2.

Herba humilis perennis caule sunterraneo ut videtur late repente ramoso haud radicante internodiis 1-2.5 cm longis, ad nodos cataphyllos squamiformes gerente, e quo rami supraterranei 3-5-nodi foliosi vix ramosi in spicastras pulcherrimas florum desinentes oriuntur.

Radix ignota. Caulis pars subterranea 0.25-0.4 cm crassa, teres, glabra, in sicco valde rugosa. Rami floriferi 0.15-0.2 cm crassi, teretes, albo-tomentosi. Folia subsessilia, 2-4 cm longa, 1-3 cm lata, rotundato-obovata vel inferiora potius spathulata, penninervia vel superiores plerumque 3-5-nervia, mucronata, utrinque pilis simplicibus articulatis 3-4 mm longis candidis hirsuta. Flores in spicastris terminalibus aut spurie axillaribus ad 40-110 mm longe pedunculatis, nudis, ad 25 mm latis colore et forma aspectu vitelli gallinacei glomerati : bractea bracteolaeque scariosae, luteae, hae ad 11 mm longae, ovatae, acutae, valde concavae, uninerviae, nervus in dorso valde prominens, scaber, sursum cristam minutulam denticulatam paene simulans, mucronatae, glaberrimae, cum periantho maturitate seminis deciduae, illae-5-6 mm longae, ovatae, acutae, uninerviae, mucronatae, glabrae, persistentes. Tepala diversa : tria exteriora ad 11.5 mm longa, 2 mm lata, angustissime oblonga, apice denticulata, trinervia, vix mucronata, dorso villoso; duo interiora ca. 10.5 mm longa, vix 1 mm lata, linearia, acuta integra, uninervia (sed rudimenta vix visibilia nervorum lateralium sub fundo plerumque adsunt), mucronata, ut exteriora villosa. Stamina ca. 13.5 mm longa antheris oblongis ad 3 mm longis annumeratis, filamenta ad 11 mm supra basin connata, libera pars eorum apice sinu lato brevissime bilobata, lobuli triangulares, acuti, antheris in sinu sessilibus multo breviores. Germen depresse pulviniforme, ca. 1 mm longum, 1.8 mm latum, cum stylo ad 0.8 mm longo et stigmate aliquot latiore bipartito ad 2.3 mm longo. Fructus non suppetit.

TYPUS : *S. Ferrucci, R. Vanni & L. Ferraro 641*, Paraguay, dep. Amambay, near Cerro Muralla, 14.9.1988 (holo-, CTES; iso-, herb. PEDERSEN). — PARATYPUS : *F. Mereles 1473*, same locality (PY).

Although the Cerro Corá National Park, within which the type and only other specimen seen by me were collected, has been visited by many naturalists, this striking species seems to have escaped their notice. Because of its mainly three-nerved tepals, I would place it in the heterogenous and scarcely natural section *Gomphrena*, but within that section it is unique in presenting a vestigial crest on the bractlets.

10. **Iresine diffusa** Humb. & Bonpl. ex Willd.

In L., Sp. Pl., ed. IV, 4 (2) : 765 (1805).

I. diffusa var. **macrophylla** (Griseb.) Pedersen, *comb. nov.*

— *Iresine celosioides* L. var. *macrophylla* GRISEB., Plantae Lorentzianae : 34 (1874); Abhandl. Königl. Ges. Wiss. Göttingen 19 : 82 (1874).
— *Iresine celosia* L. var. *nicotianoides* SUESSENG., Feddes Repert. 39 : 11 (1936), *e descr.*

Without attempting to unravel the variability of this widespread and polymorphous species, I believe myself justified in making this transfer. Nor have I any hesitation in synonymizing SUESSENGUTH's variety with GRISEBACH's.

11. **Pfaffia eriophylla** (Mart.) Pedersen, *comb. nov.*

— *Gomphrena eriophylla* MART., Nova gen. sp. pl. Bras. 2 (1) : 9, *tab. CIX* (1826).
— *Xeraea eriophylla* (MART.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 545 (1891).

No doubt because of the deeply lobed stigma, MARTIUS placed this species in the genus *Gomphrena*, and this view has been accepted by all later authors : MOQUIN-TANDON (1849), who did not accept the genus *Pfaffia*, placed the species in *Gomphrena* sect. *Wadapus*, which, as conceived by him, includes nearly all the species referred to *Gomphrena* by most modern authors; SEUBERT (1875), who did not recognize *Pfaffia* either, referred the species to the section *Gomphrenula*, and here it has remained since. The genera *Gomphrena* and *Pfaffia* are very closely related; one of the best characters separating the two is the bifid stigma of *Gomphrena* vs. the shallowly lobed or scarcely emarginate stigma of *Pfaffia*; other good characters are the curious fimbriate filaments found in all species of *Pfaffia* with the exception of the sect. *Hebanthe* — to which I would be inclined to restore its generic rank — the mostly claviform ovary, with the ovule inserted near the apex, and the absence of a true style. In *Gomphrena*, the ovary is somewhat compressed-ovoid or -obovoid, and, at least when in fruit, there is always a distinct, even if short, style to be seen. Less characteristic is the seed, which in *Pfaffia* as a rule is elongated, with the funicle inserted well below the apex, while in *Gomphrena* the insertion of the funicle usually is apical, but unfortunately there are exceptions to this rule.

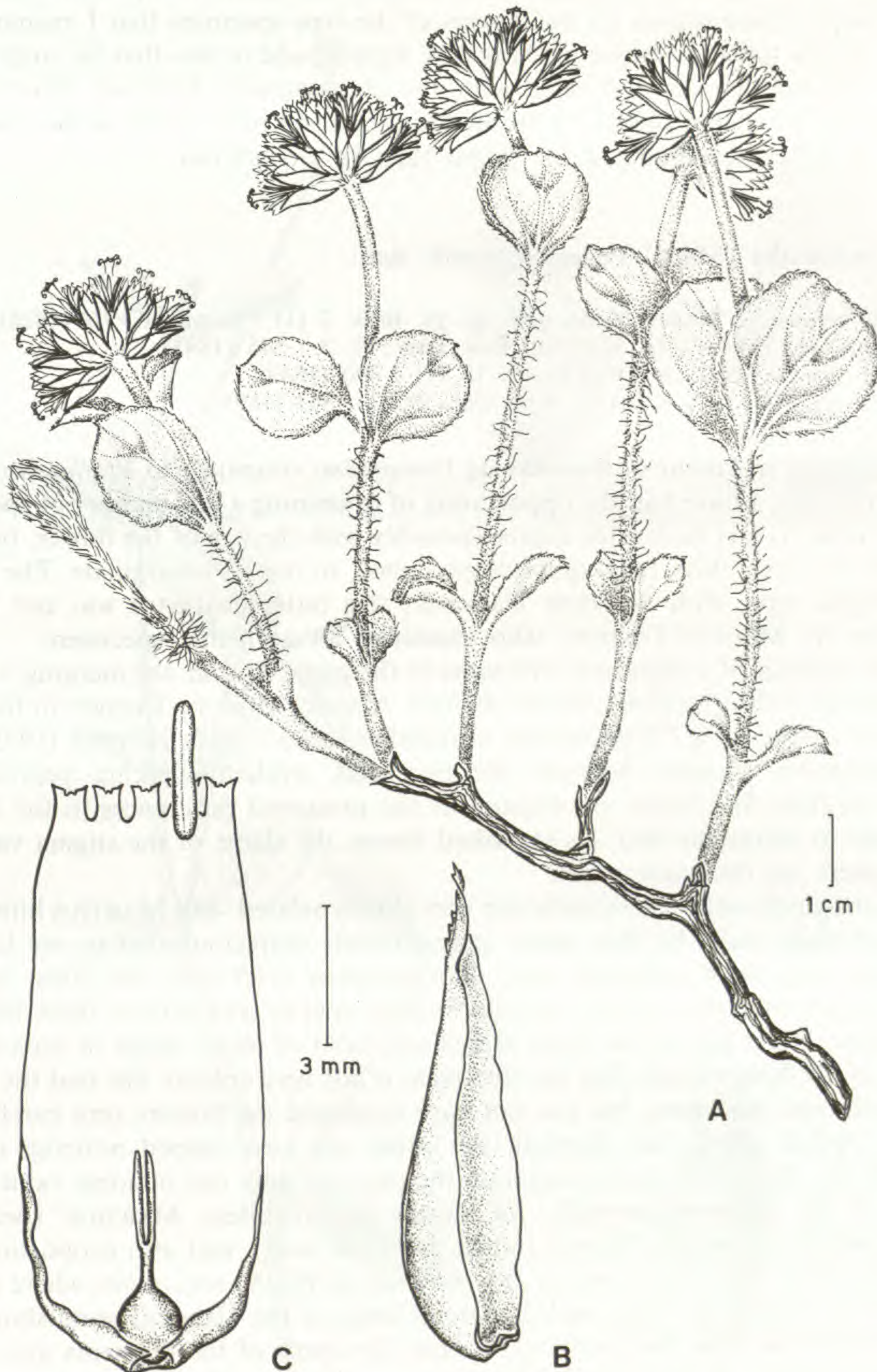


Fig. 2. — **Gomphrena vitellina** : **A**, habit ; **B**, bractlet, showing vestigial crest ; **C**, androeceum (all anthers except one removed) and pistil.

The pistil of *Gomphrena eriophylla* has a slender, claviform ovary, with a sessile, though admittedly deeply lobed stigma (in the flowers of the type specimen that I examined, perhaps not quite so deeply lobed as shown on MARTIUS' figure); add to this that the androeceum is of the general *Pfaffia*-type, in particular with the characteristic fimbriate filaments, as also described by MARTIUS, and shown on his illustration, and I must arrive at the conclusion that the species is better accomodated in *Pfaffia* than in *Gomphrena*.

12. **Pfaffia sericantha** (Mart.) Pedersen, *comb. nov.*

— *Gomphrena sericantha* MART., Nova gen. sp. pl. Bras. 2 (1) : 8, *tab. CVIII* (1826).
— *Xeraea sericantha* (MART.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 545 (1891).
— *Gomphrena cinerea* MOQ., *in* DC., Prodr. 13 (2) : 390 (1849).
— *Pfaffia cinerea* (MOQ.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 543 (1891).

My arguments in favour of transferring *Gomphrena eriophylla* to *Pfaffia* also apply here. Apart from the type, I have had the opportunity of examining a fair number of specimens. The stigma is variable to a considerable degree (possibly with the age of the flower, though I have not been able to verify this), from quite deeply lobed, to merely emarginate. The androeceum is of the *Pfaffia* type, with fimbriate filaments; this latter character was not observed by MARTIUS, nor by MOQUIN-TANDON, who examined an authentic specimen.

With the transfer of *Gomphrena sericantha* to the genus *Pfaffia*, the merging of *Gomphrena* or *Pfaffia cinerea* with it becomes almost obvious. Already MOQUIN-TANDON in his description of *Gomphrena cinerea* says "*Gomphrenae sericanthae* facies", and STÜTZER (1935) comments on the remarkable likeness between the two, but, evidently taking previous authors' descriptions at their face value, on account of the presumed differences in the shape of the stigma refuses to merge the two. As remarked above, the shape of the stigma varies, even in different flowers on the same plant.

Pfaffia eriophylla and *P. sericantha* are very closely related, and MARTIUS himself doubted whether they could really be kept apart. It is certainly suspicious that to my knowledge *P. eriophylla* has only been collected once. HOLZHAMMER (1955-56), the latest to revise the American *Gomphrenae* as a whole, recognizes both species and retains them in that genus, separating them in her key on the basis of size and habit of plant, shape of leaves, and length of the stalk of the flower-heads, but her treatment is not very critical. She had the opportunity of seeing both type specimens, but can not have examined the flowers very carefully, or with the modern optical aid at her disposal, she could not have helped noticing the fimbriate filaments. Of the characters used to separate the two, the only one of some value seems to be the length of the inflorescence-stalk; the others are worthless. MARTIUS' specimen of *G.* [*Pfaffia*] *eriophylla* has smaller flowers (tepals 4-4.3 mm long), and also proportionaly shorter bracts and bractlets than I have seen in any specimen of *Pfaffia sericantha*, where the length of the tepals varies from 5 to 7 mm, and the lateral lobes of the filaments seem shorter than the middle, antheriferous lobe, but in my experience the shape of the filaments may vary within this, and other species of the genus. I shall, however, provisionally keep the two apart, also on the strength of MARTIUS' field experience, in the hope that more material may appear.

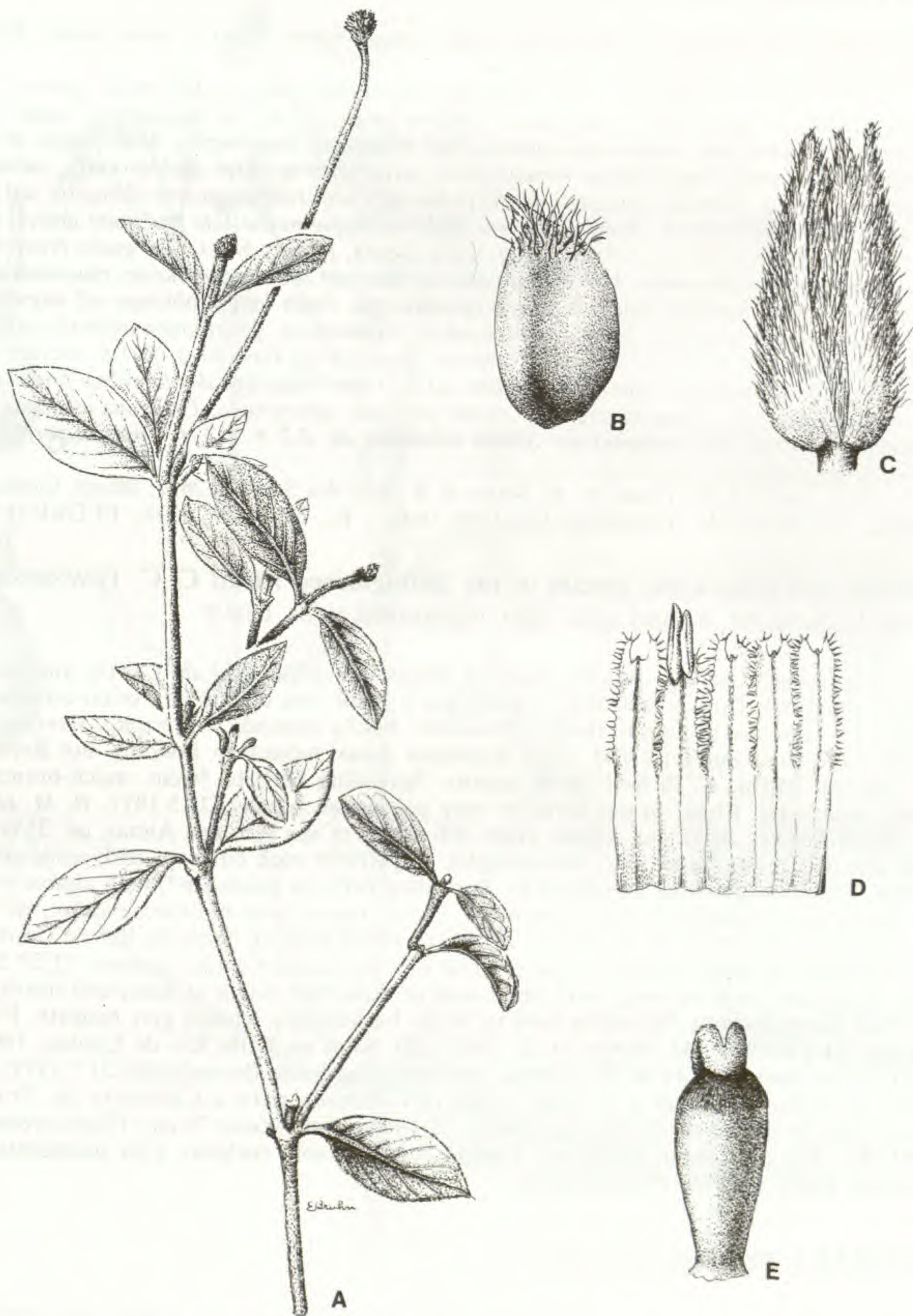


Fig. 3. — **Pfaffia townsendii** : **A**, habit × 0.5; **B**, bractlet × 10; **C**, flower after removal of bractlets × 10; **D**, androeceum (all anthers except one removed) × 15; **E**, pistil × 15. (*Irwin et al. 12611*).

13. **Pfaffia townsendii** Pedersen, *sp. nov.* — Fig. 3.

Herba perennis (vel suffrutex?) decumbens valde ramosa ramis 70 cm et ultra longis. Nec radicem neque caudicem vidi, teste collectorum lignosi sunt.

Caulis annuus 0.2-0.5 cm crassus, teres, juventute griseo-albo tomentosus, aetate glabrescens. Folia sessilia aut brevissime — ad 0.3 cm — petiolata, 1.5-8 cm longa, 2.5-4.2 cm lata, ovata (saepe latissime), plerumque acuta vel acutiuscula, rarius apice obtusa, basi rotundata, penninervia, nervo medio in mucronem ad 1 mm longum excurrente, supra lanosa tomentellave, aetate plus minusve glabrescentia, subtus tomento albido densissime obtecta. Flores in spicastris densis primo capituliformibus, postea elongatis, sat longe (80-165 mm) pedunculatis agglomerati; flores inferiores deflorati atque maturitate fructuum dejecti multo ante apicales aperti sint. Bractea floris 2.5-3 mm longa, ovata, acuta, pilosa; bracteolae quam bractea longiores latioresque, perigonium amplectentes, late ovatae, acutiusculae aut breve acuminatae, mucronatae, glabrae. Tepala tenaciter scariosa margine tenuiora, paene aequalia, ca. 5 mm longa, oblonga vel anguste oblongo-ovata acuta acutiusculave, trinervia, dense appresso-pilosa. Stamina ca. 4 mm longa antheris ad 1 mm longis annumeratis, filamentorum tertia pars inferior connata, duae partes superiores liberae sursum angustatae apice trilobatae, lobulus antherifer minimus, laterales ad 0.15 mm longi, lineales lateribus fimbriati. Germen ca. 0.7 mm longum anguste oblongum stigmate sessile profunde emarginato. Utriculus ovoideus ad 2.6 mm longus stigmate persistente non annumerato. Semen ovoideum ca. 2.2 × 1.2 × 1 mm, superficie punctata.

TYPUS : *H. S. Irwin, J. W. Grear jr., R. Souza & R. Reis dos Santos 12611*, Brazil, Goiás, Chapada dos Veadeiros, ca. 20 km W. Veadeiros, 12.6.1966 (holo-, K; iso-, NY, herb, PEDERSEN).

I dedicate this remarkable species to my distinguished friend C. C. TOWNSEND of Kew, with whom I discussed it, and who also recognized it as new.

FURTHER MATERIAL SEEN. — BRAZIL, State of Bahia, municipio Rio de Contas and neighbouring munic. : Serra do Rio de Contas, between 2.5 and 5 km S of the Vila do Rio de Contas on side road to W of the road to Livramento, leading to the Rio Brumado. Rocky riverside with rapids, riverine vegetation, cerrado with sandstone outcrops and some grassland areas subject to flooding but dry at time of collection. Alt. ca. 980 m, 13°36′ S-41°50′ W approx. Spreading herb to 50 cm, much-branching. Plant white-woolly-tomentose. Floral bracts white to very pale green basally, 28.3.1977, *R. M. Harley et al. 20086* (K, PEDERSEN). Serra das Almas, lower NE slopes of the Pico das Almas, ca. 25 km WNW of the Vila do Rio de Contas. Sandstone, metamorphic & quartzite rock outcrops with associated marsh & damp flushes. This plant growing among rocks. Spreading herb (or subshrub?) with almost woody stems near base. Stems much-branched, white-tomentose. Leaves rugose grey-tomentose above, white beneath. Flower heads white, 20.3.1977, *R. M. Harley 19753* (K, PEDERSEN). Serra do Rio de Contas, ca. 1 km south of small town of Mato Grosso on the road to Vila do Rio de Contas, approx. 13°29′ S-41° W, alt. ca. 1200 m. Sandstone rock outcrops with small area of disturbed marsh at base, and nearby river with lush vegetation along margins. Spreading herb to 50 cm. Leaves grey, whitish grey beneath. Flower spikes whitish green, 24.3.1977, *R. M. Harley et al. 19923* (K). 4 km ao N de Rio de Contas, 1000 m de alt. Paralelo 13°32′ S e meridiano 41°46′ W. Campo rupestre, subarbusto decumbente, 21.7.1979, *S. A. Mori, R. M. King, T. S. dos Santos & J. J. Hage 12395* (K). Estrada para a Cachoeira do Fraga, no Rio Brumado, a 3 km do municipio de Rio de Contas, 22.7.1981. Subarbusto 70 cm. Flores creme, *A. Furlan et al. 1690* (K). Rio de Contas, arredores. Campo rupestre, solo rochoso. Flor alvescente, 15.5.1983, *G. Hatschbach 46420* (MBM, PEDERSEN).

QUATERNELLA Pedersen, *gen. nov.*

Flores bracteati bracteolatique in spicastris capituliformibus dispositi, tetrameri : bracteae bracteolaeque scariosae; tepala scariosa, libera, trinervia; staminum filamenta inferne connata, partes liberae fimbriatae apice trilobatae, antheris in lobulo medio insertis post anthesin dejectis, tum filamenta revoluta.

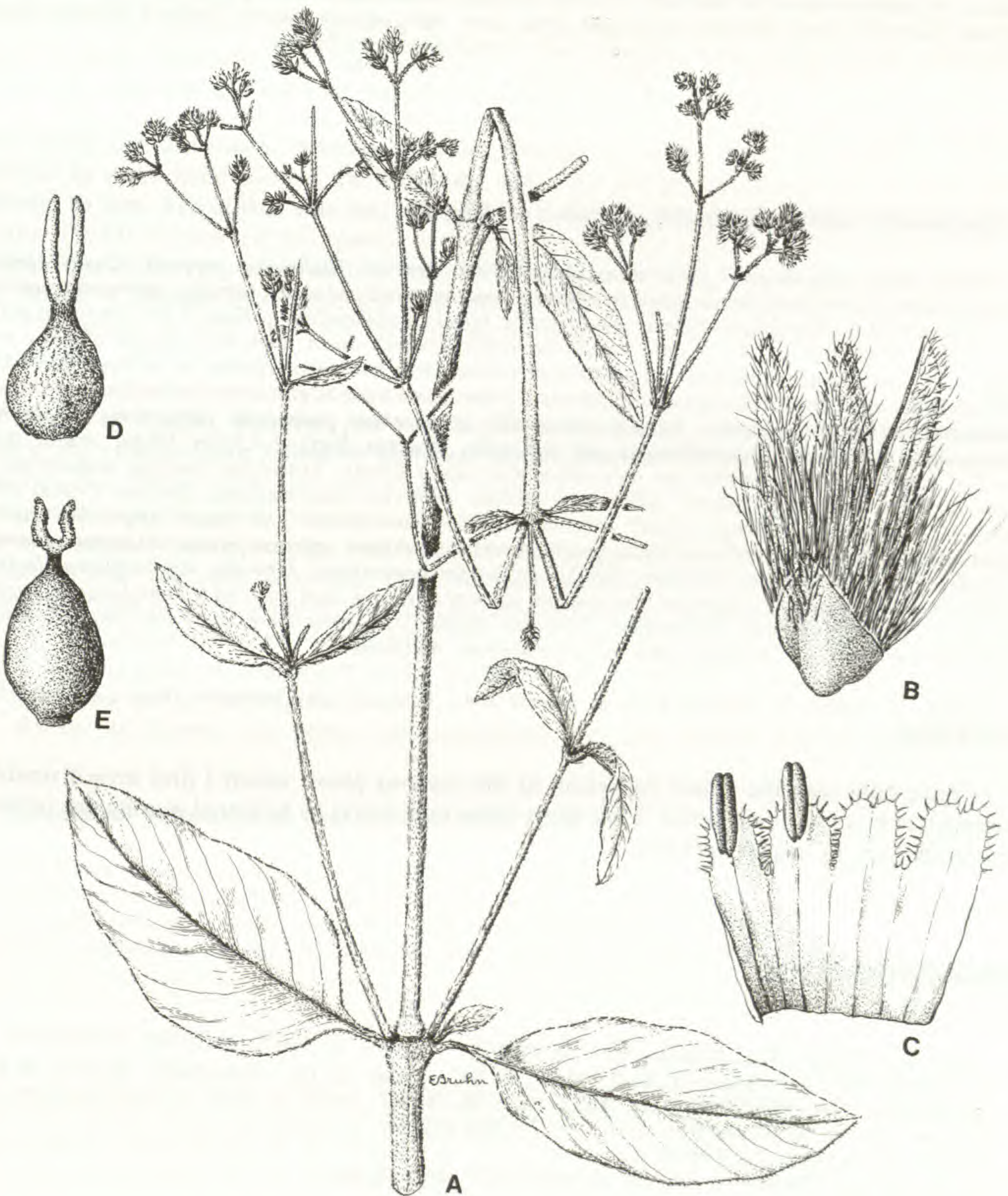


Fig. 4. — **Quaternella confusa** : **A**, habit × 0.5; **B**, flower within its bractlets × 10; **C**, androeceum (2 anthers removed) × 10; **D**, pistil × 20; **E**, fruit × 10. (*Pabst et al. 8861*).

Germen ut in reliquis Gomphrenoideis *ovulum unicum basifixum de funiculo longum pendens continens, stylo manifesto et stigmate bipartito instructo. Fructus utriculus indehiscens. Semen pyriforme vel paene oblique reniforme, funiculus latere insertus, plerumque tertia parte infra apicem seminis. Embryo hippocretiformis cotyledonibus incumbentibus quam radicula paullo longioribus latioribusque.*

Genus inter Gomphrenam *et* Pfaffiam *positum : a* Gomphrena *recedit filamentis ciliatis et semine funiculo latere inserto, a* Pfaffia *pistillo stylo manifesto et stigmate ad basin bipartito ramis filiformibus.*

Species unica adhuc nota :

14. **Quaternella confusa** Pedersen, *sp. nov.* — Fig. 4.

Frutex teste collectorum 1.5-2 m altus characteribus generis. Radix non suppetit. Caulis (praeter inflorescentiam) 0.2-0.6 cm crassus, teres vel obscure quadrangularis, ad nodos tumidus, internodia superiora pilis simplicibus 0.5-1 mm longis crispulis dense vestita, inferiora glabrescentia. Folia 3-10-? cm longa petiolo 0.4-1.3 longo includente, 0.7-4.5 cm lata, ovata vel saepius oblongo-ovata, superiora anguste oblonga acuta obtusave, ad basin cuneata, penninervia 16-10 nervis secundariis sat prominentibus ab utroque latere nervi medii, utrinque molliter villosa. Spicastra globosa 4-8 mm diametro 0-10 mm longe pedunculata in dichasiis terminalibus ad quater-quinquies furcatis internodiis et imprimis pedunculis sub-sericeis, hypsophylla inflorescentiae compositae squamiformia aut sub-nulla. Bractea floris 1-1.3 mm longa, ovata, acuta, uninervis, haud mucronata, glabra aut raro aliqot pilos dorso gerens; bracteolae bracteae aequilongae vel parum longiores, ovato-triangulares, subfalcatae, acutae, uninerves, mucronulatae, glabrae. Tepala subaequalia, 3-3.5 mm longa, oblonga, acuta, trinervia, mutica, pars inferior pilis longis simplicibus quartam partem infra apicem attingentibus obtecta, quattuor partes superiores appresse pilosae. Staminum filamenta ad medium connata, breviter trilobata, lobulus antherifer brevissimus, laterales vix longiores, laciniati. Germen ad 0.7 mm longum, compresse obovoideum, superne obtusum, cum stylo ad 0.2 mm longo et stigmate bipartito 0.5 mm longo ramis filiformibus. Utriculus absque stylo persistente ca. 1 mm longus, ovoideus. Semen ca. 0.8 × 0.6 × 0.3 mm semi- vel asymmetrice reniforme.

TYPUS : *G. Pabst, E. Pereira & A. P. Duarte 8861,* Chapada de Contagem (holo-, R; iso-, herb. PEDERSEN).

I have only seen the above collection of this curious plant, which I find myself unable to accomodate in any known genus. Very likely more material is to be found among the unnamed *Amaranthaceae* in many herbaria.

XEROSIPHON Turcz.

Bull. Soc. Imper. Nat. Moscou 15 : 55 (1843).
— *Gomphrena* sect. *Xerosiphon* (TURCZ.) MOQ., *in* DC., Prodr. 13 (2) : 416 (1849); SCHINZ, *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 2, Aufl., 16c : 80 (1934).
— *Xeraeae spp.* O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 545 (1891).
— *Pfaffiae sp.* SCHINZ, *l.c.* (1934), *p.p.*
— *Froelichiae spp.* MEARS, *in schedis nonnullis herb. Mus. Paris.*

The genus *Xerosiphon* was described by TURCZANINOW with one species, based on a specimen collected by BLANCHET in the State of Bahia, Brazil. MOQUIN-TANDON (1849) found this specimen to be identical with *Gomphrena angustiflora* Mart. In accordance with his generally wide generic concept, and possibly influenced by MARTIUS' opinion of the systematic

position of the species, he merged TURCZANINOW's genus with *Gomphrena*, maintaining it as a section of that genus, at the same time describing a second species, originally proposed by POHL, who had named it on a label in W. This specimen is presumably now lost, but there is a duplicate in P. BENTHAM & HOOKER fil. (1883), who otherwise recognized many of the genera merged by MOQUIN-TANDON in *Gomphrena*, followed him, keeping *Xerosiphon* within the genus. Otto KUNTZE (1891) transferred both species to *Xeraea*, but this, as he himself states, was merely an automatic transfer without attempt to study their true affinity, necessary because he considered *Xeraea* the legitimate name for the genus *Gomphrena*. A third species referred to sect. *Xerosiphon* was described by R. E. FRIES; because of the shape of the stigma, SCHINZ (1934) transferred this species to *Pfaffia*, keeping the other two in *Gomphrena*, in spite of their obviously very close affinity with FRIES' species. Finally, on various annotation-slips, Dr. James A. MEARS has suggested that the section *Xerosiphon* belongs in *Froelichia*.

The more or less distinctly gamotepalous perianth sets *Xerosiphon* well apart from *Gomphrena*, where the tepals at most are united at base, as does also the shape of the stigma, which more approaches the type seen in *Pfaffia*; also the seed resembles the seed of that genus. No species of *Pfaffia*, however, has a distinctly gamotepalous perianth, nor does *Xerosiphon* possess the characteristic ciliate or fimbriate androeceum of *Pfaffia* (excl. *Hebanthe*), and the presence of a distinct style also sets it apart from that genus. To place *Xerosiphon* in *Froelichia* would result in that genus being encumbered by no less than three different kinds of stigma, and two types of androeceum, which would surely extend the limits of the genus beyond reason; about the only character the two genera have in common is the gamotepalous perianth, which in *Xerosiphon* in the fruiting stage develops something resembling the wings or teeth of the mature perianth of *Froelichia*. In view of its controversial systematic position, and of the combination of characters found nowhere else, I consider it logical and practical to recognize the genus *Xerosiphon*.

As far as known, the genus only comprises two very closely related species :

15. **Xerosiphon angustiflorus** (Mart.) Pedersen, *comb. nov.*

— *Gomphrena angustiflora* MART., Nova gen. sp. pl. Bras. 2 (1) : 19, *tab. CXXI* (1826).
— *Gomphrena martiusiana* STEUD., Nomenclator, ed. 2., 1 : 699 (1840); *nomen novum superfluum.*
— *Xerosiphon gracilis* TURCZ., Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou 16 : 55 (1843).
— *Xeraea angustiflora* (MART.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 545 (1891).

16. **Xerosiphon aphyllus** (Pohl ex Moq.) Pedersen, *comb. nov.*

— *Gomphrena aphylla* POHL ex MOQ., *in* DC., Prodr. 13 (2) : 416 (1849).
— *Xeraea aphylla* (POHL ex MOQ.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. 2 : 545 (1891).
— *Gomphrena equisetiformis* R. E. FRIES, Ark. Bot. 16 (13) : 16 (1920).
— *Pfaffia equisetiformis* (R. E. FRIES) SCHINZ, *in* ENGLER & PRANTL, Pflanzenfam. 16c : 81 (1934).

I agree with SIQUEIRA (1985) that *G. equisetiformis* can not be kept separate from *G. aphylla*. In particular the character emphasized by FRIES, that the tepals are free almost to the base, is of no value, as this depends on the age of the flower, the perianth splitting when approaching maturity.

ALPHABETICAL LIST OF SYNONYMS

Achyranthes maritima (Mart.) Standl. = 1c
Alternanthera boliviana (Moq.) Usteri = 2a
A. maritima (Mart.) St.-Hil. = 1c
A. maritima var. *africana* Haum. = 1a
A. maritima var. *communis* St.-Hil. = 1c
A. maritima var. *concatenata* St.-Hil. = 1c
A. maritima var. *parvifolia* St.-Hil. = 1c
A. maritima var. *sparmannii* (Moq.) Mears = 1d
Bucholzia maritima Mart. = 1c
Gomphrena acaulis Rémy = 4e
G. acrotepala Suesseng. = 2a
G. angustiflora Mart. = 15
G. anti-lethargica Alv. Silv. = 8
G. aphylla Pohl ex Moq. = 16
G. boliviana var. *lanceolata* (R. E. Fries) Pedersen = 2c
G. cinerea Moq. = 12
G. conwayi Rusby = 4c
G. equisetiformis R. E. Fries = 16
G. eriophylla Mart. = 11
G. globosa var. *γ albiflora* Moq. = 2a
G. lanceolata R. E. Fries = 2c
G. martiusiana Steud. = 15
G. meyeniana var. *acaulis* (Rémy) Suesseng. = 4e
G. meyeniana var. *albiflora* Stuchl. = 4e
G. meyeniana var. *aureiflora* Stuchl. = 4a
G. pygmaea Suesseng. = 7
G. sericantha Mart. = 12
Illecebrum maritimum (Mart.) Spreng. = 1c
Iresine celosia L. var. *nicotianoides* Suesseng. = 10
I. celosioides L. var. *macrophylla* Griseb. = 10
I. heliotropifolius fa. *robusta* Hicken = 2c
Pfaffia cinerea (Moq.) O. Kuntze = 12
P. equisetiformis (R. E. Fries) Schinz = 16
Telanthera maritima (Mart.) Moq. = 1c
T. maritima var. *α communis* (St.-Hil.) Moq. = 1c
T. maritima var. *γ concatenata* (St.-Hil.) Moq. = 1c
T. maritima var. *β parvifolia* (St.-Hil.) Moq. = 1c
T. maritima var. *δ sparmannii* Moq. = 1d
Xeraea angustiflora (Mart.) O. Kuntze = 15
X. aphylla (Pohl ex Moq.) O. Kuntze = 16
X. boliviana (Moq.) O. Kuntze = 2a
X. eriophylla (Mart.) O. Kuntze = 11
X. sericantha (Mart.) O. Kuntze = 12
Xerosiphon gracilis Turcz. = 15

LITERATURE CITED

BENTHAM, G. & HOOKER, J. D., 1883. — *Genera plantarum* 3.

HOLZHAMMER, E., 1955, 1956. — Die amerikanischen Arten der Gattung *Gomphrena* Linné. *Mitteilungen der botanischen Staatssammlung München* 2 : 1. Teil 85-114, 2. Teil 178-257.

HUNZIKER, A. T., 1971. — Rehabilitación de *Gomphrena boliviana* (*Amaranthaceae*). *Kurtziana* 6 : 297.

KUNTZE, O., 1891. — *Revisio generum plantarum* 2.

MOQUIN-TANDON, A., 1849. — *Amarantaceae, in* A. P. DE CANDOLLE, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 13 (2) : 231-424.

SCHINZ, H., 1934. — *Amaranthaceae, in* A. ENGLER & K. PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2, Aufl., 16c : 7-85.

SEUBERT, M., 1875. — *Amarantaceae, in Martii Flora Brasiliensis* 5 (1) : 187-222.

SIQUEIRA, J. C. DE, 1985. — Contribuição ao conhecimento taxonômico das especies do genero *Gomphrena* L. (*Amaranthaceae*) que ocorrem nas regiões sudeste e centro-oeste do Brasil. *Pesquisas* no. 37.

STANDLEY, P. C., 1937. — *Amaranthaceae, in* J. Francis MACBRIDE, Flora of Perú, Part II, no. 2. *Field Museum of Natural History Publications in Botany* 13 (2) : 478-518.

STUCHLÍK, J., 1913*a*. — Uber einige neue Formen von *Gomphrena*. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt* 30, 2, Abteil. : 392-411.

STUCHLÍK, J., 1913*b*. — Zur Synonymik der Gattung *Gomphrena*. III, IV. *Feddes Repert*. 12 : 337-350; 516-524.

STÜTZER, O., 1935. — Die Gattung Pfaffia. mit einem Anhang neuer Arten von Alternanthera. *Feddes Repert*., Beiheft 88.

SUESSENGUTH, K., 1934. — Neue und kritische Amarantaceen aus Süd- und Mittel-Amerika. *Feddes Repert*. 35 : 298-337.

Revue bibliographique — *Reviews*

Lamarck. *Illustrations botaniques de l'Encyclopédie méthodique*. Série 1. Livret de 96 p., Index général de 39 p., 94 pl. coloriées. Ed. Amarca, Claude Alzieu, Albertville, France (1989).

On sait quel intérêt s'attacha, en cette période de bicentenaire, à la célèbre Encyclopédie initiée par DIDEROT et d'ALEMBERT, encyclopédie de plus de 200 volumes dont la partie « Botanique » fut confiée en premier lieu au Chevalier Jean-Baptiste A. P. Monnet de LAMARCK (1744-1829). Le tome troisième de cette Botanique parut le 19 octobre 1789 (partie 1). C'est la reproduction de la page de titre de ce volume, à l'époque réalisé chez Panckoucke à Paris, qui ouvre le Livret explicatif. L'ouvrage original était sans illustrations, mais LAMARCK s'engagea dans la réalisation d'un Tableau encyclopédique et méthodique (...) qui, pour la Botanique, s'est traduit par une « Illustration des genres » (3 tomes, 5 volumes, 10 parties) dont la première livraison parut en mars 1791 (planches et textes explicatifs). Cet ensemble iconographique groupe 1000 planches, et fut achevé par Jean-L. M. POIRET en 1823.

Tenter une réédition de ces planches constituait une entreprise très délicate, car des décisions de principe se trouvaient orienter toute l'opération; les très belles planches d'origine, gravées sur cuivre, dues à de nombreux artistes dont DE SÈVE, les REDOUTÉ, etc., présentent une certaine austérité, car elles ne furent pas mises en couleurs. D'autre part, il est évident que les conceptions taxinomiques et nomenclaturales ont beaucoup évolué depuis la fin du XVIII[e] siècle. Il fut donc décidé de tenter de mettre les planches en couleurs.

Ce travail de mise au point et de recherche des couleurs est esssentiellement l'œuvre de Madame Lucile ALLORGE qui, au prix de consultations de multiples ouvrages, au prix de confrontations avec des végétaux vivants ou des clichés couleurs modernes put, presque toujours, affiner d'une manière précise les instructions à donner à l'artisan coloriste (M. M. Henry MARTY, de Grenoble) et dans un certain nombre de cas, donner, dans un tableau synthétique de présentation, quelques équivalences, et établir l'Index général des 2900 espèces qui furent illustrées dans l'ensemble de l'œuvre. Index qui sera réactualisé.

Cette première livraison, présentée dans un élégant et fort coffret cartonné bleu titré « Botanique de LAMARCK », « *Apocynaceae, Lythraceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Solanaceae* », réunit en réalité des espèces (260) appartenant à 56 familles végétales. L'ordre n'est pas celui de l'édition originale, mais chacune des planches, dans sa numérotation de la présente édition, se trouve référencée au numéro de l'édition originale, ceci dans les textes d'accompagnement qui sont ceux de LAMARCK et de POIRET (Livret). Dans la partie introductive de ce livret, M[me] L. ALLORGE a rappelé quels avaient été les artistes auteurs des planches, le déroulement de l'œuvre, la situation de l'herbier de LAMARCK, les conceptions de LAMARCK en botanique descriptive. Sont indiqués en annexe : les récolteurs cités par LAMARCK en 1791, les Auteurs antérieurs qu'il cite à cette même date, ainsi que les ouvrages cités dans le Discours préliminaire (1783), ceci dans l'ordre chronologique.

Certes il reste une recherche d'harmonisation souvent difficile à réaliser pour actualiser systématique et nomenclature (de nos jours, l'Alisier torminal est un *Sorbus* et non plus un *Crataegus*, le Mélèze est un *Larix* et non plus un *Abies*, le Nénuphar jaune se place dans le genre *Nuphar*, etc.) mais il nous semble que cela devrait constituer une étape ultérieure, car il est incontestablement important que le livret ait respecté nomenclature et descriptions telles quelles furent faites par LAMARCK ou POIRET. Les 94 planches représentent une œuvre artistique talentueuse car réalisée sur des fonds souvent grisés qui ne facilitent pas le rendu des couleurs et imposent quelquefois des choix de couleurs « pastel » (fruits du Pêcher, du Corossol, des « Pommes » de Conifères, etc.) afin de conserver la finesse de la gravure. Dans l'ensemble,

les planches sont d'une réelle élégance et d'une bonne fidélité. Chaque planche, respectant le format d'origine, est présentée isolément et le tirage effectué sur un papier épais, légèrement granité, accentuant l'esthétique de gravures anciennes rehaussées en couleurs à la main.

On notera aussi que le travail de recherche poursuivi par Madame ALLORGE comprend la référence à l'Herbier de LAMARCK chaque fois qu'une équivalence certaine put être mise en évidence. Cette authentification, quand elle est possible, renforce l'intérêt de la présente édition comme celui de l'Herbier.

Il s'agit évidemment d'une réalisation d'exception, venant dans le contexte historique comme dans le renouveau d'intérêt pour l'iconographie ancienne qui se trouve ainsi mise à la portée d'un public plus large, malgré le coût élevé de tels ouvrages. Ils méritent succès et achèvement.

G G. AYMONIN.

D. G. Campbell & H. D. Hammond, Editors. *Floristic inventory of Tropical Countries*. New York Botanical Gardens, 545 p., nombreuses cartes, fig., tabl., photos, index, etc. (1989).

Compte tenu de la déforestation dramatique s'exerçant surtout en milieu tropical, cause de la disparition d'un grand nombre d'espèces avant même qu'elles ne soient étudiées ou même seulement nommées, il devenait urgent de faire globalement le point sur l'état d'avancement des inventaires botaniques en cours afin de pouvoir définir une stratégie d'urgence. Quelles sont les régions où les flores sont les moins bien connues ou les plus menacées et sur lesquelles le maximum de moyens d'investigation doit être concentré ?

Pour pouvoir relever le formidable défi d'inventorier le maximum d'espèces botaniques encore existantes avant leur extinction il faut pouvoir répondre à ces questions. C'est là l'objet de ce volumineux ouvrage, fruit du travail de 62 auteurs originaires de différents pays.

Dû à l'heureuse initiative du W.W.F. US et de trois grandes institutions botaniques nord-américaines, Arnold Arboretum, New York Botanical Garden, Missouri Botanical Garden, ce livre rassemble 55 contributions rédigées seules ou en collaboration, dont un avant-propos, une introduction immédiatement suivie d'une synthèse placée ici curieusement en tête d'ouvrage. Viennent ensuite 42 chapitres (« Regional Reports ») montrant l'état d'avancement de la connaissance botanique dans un grand nombre de régions ou pays tropicaux qui constituent la deuxième partie, de loin la plus volumineuse. La troisième partie (« Appendix ») qui réunit 10 chapitres supplémentaires est essentiellement méthodologique. Elle présente les techniques d'échantillonnages de bois, écorce, pollen, spores ou particulières à certains groupes taxonomiques (Palmiers, Cryptogames non vasculaires) ou encore relevant d'études cytologiques. Le dernier chapitre décrit la façon d'effectuer quantitativement un inventaire forestier tropical. L'ensemble est suivi d'un index complet des termes botaniques et géographiques utilisés.

Dans l'avant-propos, F. R. FOSBERG rappelle judicieusement la place de plus en plus faible réservée à l'enseignement de la systématique dans la plupart des pays et souligne le déclin général de cette discipline (dont on connaît trop les causes), pourtant indispensable à la réalisation de tous les inventaires ainsi que des projets de gestion et de conservation des milieux naturels. Il est évident que le manque actuel de bons systématiciens est un handicap sérieux dont il faudra tenir compte quelle que soit la stratégie adoptée.

Il est explicitement mentionné dans l'introduction (G. T. PRANCE) que l'accent est mis tout particulièrement sur les forêts et même sur les forêts denses humides qui sont les plus menacées et où se trouve la plus grande diversité spécifique. Cela explique sans doute le choix des régions et pays retenus pour étude dans la deuxième partie. Ce sont tous ceux où existe ce type de formation, à l'exception de la Birmanie, pays sur lequel « les responsables n'ont pas été en mesure de rédiger un chapitre ».

Cette restriction aux territoires possédant de la forêt dense humide *qui n'apparaît pas dans le titre de l'ouvrage* n'explique cependant pas l'absence de pays ou de vastes régions comme l'Ethiopie, le Soudan, le Mozambique ou encore celles de surface réduite certes, mais particulièrement intéressantes parce qu'insulaires et à haut niveau d'endémisme comme le Vanuatu, la Polynésie, les Seychelles ou les Mascareignes. Ces derniers archipels où existent des forêts denses humides fragiles et menacées sont actuellement l'objet d'études floristiques approfondies : la Flore des Seychelles est en cours d'élaboration

tandis que celle des Mascareignes est presque achevée. Toutes ces données très fiables et accessibles, auraient pu être utilisées.

On peut toujours discuter ou critiquer un découpage géographique retenu pour une étude de ce genre. Et celui-ci n'échappe pas à la règle.

Le continent américain étant le domaine tropical le mieux connu des Institutions botaniques qui sont à l'origine de ce travail, a évidemment une place privilégiée : vingt chapitres (202 pages) contre vingt deux (201 pages) pour le reste du monde, domaine pourtant plus vaste, tout aussi menacé et pour lequel les données disponibles sont aussi abondantes *mais peut être pas toujours en langue anglaise*.

Au sein des différents continents des disparités se retrouvent au niveau des pays sélectionnés. Le Brésil et le Mexique ont droit à 2 chapitres chacun; la Tanzanie comme Sulawesi sont analysés d'abord globalement dans un ensemble (Est-africain et Molluques) puis isolément dans un autre chapitre. Malgré les grandes précautions apportées par le Comité Directeur (plan standard envoyé à tous les auteurs) pour avoir des résultats comparables, les traitements des régions qui en résultent, montrent de sérieuses inégalités. Java n'est survolé qu'en 2 pages soit autant que Belize tandis que Fidji a droit à 11 pages, soit presqu'autant que la Nouvelle Guinée. Alors que le Gabon est traité séparément, le Cameroun est noyé dans un ensemble équatorial africain qui regroupe le Zaïre, le Congo, la République Centrafricaine, l'Angola, le Ruanda et Burundi, le tout exposé en 14 pages soit moins que Cuba (20 pages), etc...

Ces disparités d'ailleurs inévitables quand il est fait appel à autant d'auteurs différents, reflètent aussi l'hétérogénéité des sources d'information (quantité, accessibilité, fiabilité). Pour chaque région ou pays à traiter, le plan standard complet et très précis qui avait été envoyé aux auteurs comportait 13 rubriques où figuraient : la description de la région et des végétations forestières, le nombre d'échantillons d'herbier récoltés, les cartes de végétation et flores existantes, l'état d'avancement des inventaires et leurs lacunes, l'endémisme, les menaces d'extinction, les recherches et leurs moyens, etc... Elles n'ont pas toujours été suivies. Cela résulte non seulement de la quantité et qualité des données disponibles dans chaque cas mais aussi de l'importance accordée à telle ou telle matière (description du pays, spécimens d'herbiers, flores, Index des spécialistes, etc...) par l'auteur. Certains paragraphes (notamment G et J) traitant des menaces et destructions, se superposant quelque peu, ont été regroupés par la majorité des auteurs. Les données fournies ici sont d'ailleurs souvent subjectives. A Madagascar par exemple, les forêts tropophiles sur sables certainement plus fragiles et menacées que celles du Marojejy, de l'Antsingy ou de l'Ankarana, ne sont pas signalées.

Le tout est complété par une Bibliographie d'importance très variable, de 5 pages complètes pour la Thaïlande à 8 références seulement pour Sumatra!

Un sujet d'étonnement majeur reste le choix retenu par le Comité d'un « auteur indépendant » pour la rédaction de plusieurs chapitres dont l'Afrique équatoriale et la Nouvelle Calédonie! Ces derniers ne sont pas pour autant maltraités, mais ils présentent quelques coquilles résultant certainement de lacunes dans l'information ou d'interprétations erronées des documents compilés. Tel le « rapide accroissement démographique » en Nouvelle-Calédonie qui serait à l'origine de la disparition des forêts dans un but agricole et pastoral (p. 179). Cela vaut sans doute à cet archipel d'être (avec Fidji) un des rares territoires du Pacifique (p. 20) affligés d'un chiffre 3 (flores menacées). Or si des menaces existent là certainement comme ailleurs, elles sont plutôt moindres, car les activités minières sont en diminution et sévèrement contrôlées, que celles pesant sur la flore d'Hawaii ou de l'Australie occidentale.

Tous les résultats fournis par les différents rapports régionaux sont analysés et présentés par G. Campbell dans la synthèse. Très conscient des inévitables difficultés déjà mentionnées et des objections possibles, il les utilise avec précaution. Les conclusions sont intéressantes et bien illustrées de tableaux et histogrammes nombreux. Un index de densité est défini par l'auteur (nombre d'échantillons d'herbier par 100 km²). Sa valeur indique quantitativement pour chaque territoire l'état d'avancement de l'inventaire floristique; le chiffre de 100 étant proposé comme un seuil limite à partir duquel cet inventaire peut être déclaré satisfaisant. Différents tableaux permettent alors de comparer les pays entre eux et pour chacun d'eux la progression de cet index entre 1952 et 1981 (données fournies par les Index Herbarorium). Ce dernier varie dans des proportions considérables. En 1981 il est de 534 pour Taiwan et seulement de 1 pour la Bolivie, le Gabon ou la R.C.A.!

Il est inquiétant de remarquer que le rythme de récolte va diminuant (fig. 1-6) pour de nombreux pays et précisément ceux pour lesquels cet index est faible! Ce qui permet à l'auteur de prévoir que le seuil minimum de 100 ne sera atteint que dans 741 ans pour les Guyanes, 618 ans pour le Gabon et même jamais pour Madagascar et certains pays d'Afrique!

Malgré toutes les réserves que l'on puisse apporter à ces prévisions particulièrement pessimistes, ces chiffres nous font prendre conscience des efforts gigantesques qui restent à faire avant de disposer d'un inventaire même sommaire de la flore de nombreuses régions tropicales. Et l'urgence est d'autant plus grande que ces pays où tout ou presque reste à faire sont précisément ceux où la végétation est la plus menacée.

En conclusion, quelles que soient les critiques qui pourront être adressées à cet ouvrage, il représente une tentative méritoire de faire objectivement le point sur un sujet d'actualité particulièrement alarmant. Malgré les difficultés pressenties et connues des promoteurs de ce travail, le défi a été relevé et le résultat est là : un ouvrage qui permet de cerner les priorités à donner aux inventaires dans la course de vitesse engagée contre la déforestation.

Ph. MORAT.

M. Kerguelen & F. Plonka. *Les Festuca de la flore de France (Corse comprise)*. Avant-propos de J. LAMBINON. Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, Dignac, N° spécial 10, 1 vol., 368 p., 100 planches, 2 ph., 15 fig., 24 cartes. 18 × 25 cm, sous jaquette (1989).

Dédié à la mémoire de Paul AUQUIER et préfacé par Jacques LAMBINON, cet ouvrage mérite attention à beaucoup d'égards. Consacré à un genre botanique dont la complexité déroute, il donne une vue nouvelle qui, si elle s'appuie sur une spécialisation et des données techniques très élaborées, apparaît comme équilibrée et très judicieuse.

Les Auteurs, grâce à leur double formation d'agronomes et de botanistes, rompus aux explorations précises sur le terrain et à l'expérimentation in vivo comme à l'utilisation des procédés analytiques les plus modernes, réussissent à présenter une vue monographique des Fétuques de la France dont on serait certainement bien en peine de trouver un équivalent, pour un autre groupe botanique, dans notre pays ! Et cependant, comme le souligne fort justement Jacques LAMBINON, ne manquent pas en France les grands genres multispécifiques qui justifieraient hautement un traitement moderne, similaire à celui appliqué par Michel KERGUELEN & François PLONKA aux *Festuca*.

L'ouvrage est excellemment conçu, malgré un sujet très ardu à traiter, et là aussi, il est suffisamment novateur pour devenir un modèle à suivre.

Après une courte introduction rappelant quelques généralités, signalant collaborateurs et correspondants, donnant la liste des abréviations (Herbiers et autres), vient un « Bref historique », lui aussi très concis, puis une estimation de l'importance des *Festuca* dans le monde et en France (rappel du nombre d'espèces admises ou retenues par les auteurs de Flores).

Ici, 97 taxons sont traités (69 espèces et 28 sous-espèces).

Les chapitres 5 à 12 traitent successivement des caractères généraux et de la systématique (avec une clé critique des acceptions des sous-genres et sections), quelques indications sur l'intérêt agricole ou horticole, un chapitre très précieux (pp. 25-35) sur la morphologie (avec 13 figures très explicites), suivi d'une approche anatomique dont on connaît l'importance au niveau des feuilles dans ce genre. Les pp. 41-46 sont consacrées aux caractères biologiques (de la biosystématique à l'écologie), puis les chapitres 10 et 11 abordent les questions de nomenclature et de taxinomie, réunissant des éléments qui peuvent être à méditer lorsque seront conçues les bases d'une nouvelle flore de France. Le chapitre 12 indique en 22 cartes la distribution des diverses unités.

Puis « Matériel et méthodes » et « Recommandations aux botanistes » sont particulièrement axés sur les problèmes posés par les Festuques.

Les Clefs (chap. 15) déterminent d'abord un ensemble de « groupes », sur des caractères variés mais bien opposés, groupes pouvant se limiter à une seule espèce ou sous-espèce (lorsque les caractères en sont immédiatement appréciables comme hautement discriminatifs), ou bien comprendre un nombre variable d'espèces traitées dichotomiquement, directement ou en sous-groupes. L'ensemble des clés comprend 27 p. et inclut de nombreuses figures des détails significatifs.

Les pp. 101-303 donnent une documentation jusqu'alors inégalée en France pour l'étude taxinomique et floristique d'un genre. Chaque taxon (espèce ou sous-espèce) est décrit d'une manière très stricte,

chaque organe morphologiquement important faisant l'objet de notes très précises. Le nombre chromosomique, lorsqu'il est connu, est indiqué (avec références) ; le type (quel qu'il soit) est mentionné avec grande attention (et commentaires si utile), les données d'écologie et de répartition bien établies, les risques de confusions mentionnés.

Mais, en outre, en face de chaque page descriptive, on trouve, à gauche, une planche entière consacrée au taxon étudié, avec dessin du port, analyse des épillets, des pièces florales, des coupes de feuilles, chaque élément étant accompagné d'une échelle. L'origine géographique de chaque « modèle » est définie dans la légende, ainsi qu'est mentionné le nom du récolteur. Cinq planches additionnelles abordent des cas nouveaux ou délicats.

Les Auteurs n'hésitent pas à proposer des perspectives d'avenir (dont la valeur générale n'échappera pas) et l'ouvrage comprend aussi : un glossaire technique très complet (pp. 307-315), une Bibliographie internationale et française très fouillée (plus de 400 titres), divers Index (Auteurs et abréviations ; noms acceptés ; synonymes ; hybrides ; erreurs d'identification ; *Festuca* aujourd'hui inclus dans d'autres genres) ; sommaire général.

Sans doute, cette synthèse majeure sur les *Festuca* ne mettra pas un terme à l'étude du groupe, ni aux polémiques sur les délimitations des taxons. Sans doute restera-t-il à réviser lorsque des synthèses comparables toucheront des pays voisins. Mais lorsque l'on sait combien les espèces de *Festuca* peuvent être significatives dans l'évolution des groupements végétaux, voire dans leur définition syntaxinomique, on mesure l'intérêt du document que viennent de mettre à la disposition des botanistes de toutes spécialités M. KERGUELEN & F. PLONKA. Incontestablement, malgré les difficultés, une œuvre impressionnante et qui fait honneur aux publications hors-série déjà nombreuses de la Société botanique du Centre-Ouest.

G. G. AYMONIN.

L. Forman & D. Bridson, éditors. *The Herbarium Handbook*. Royal Botanic Gardens, Kew, 214 p., 52 fig. (1989).

Sous la pression de la demande les chercheurs de Kew ont organisé depuis 1987 un Diplôme de Technique Harbariologique. Cette publication en est la conséquence, résultat d'un travail d'équipe fait au sein d'une institution à la tradition herbariologique déjà ancienne. La plus grande partie de cet ouvrage expose tout ce qui concerne la création, la présentation, l'entretien, la mise à jour, la conservation et la gestion d'un herbier. Toutes les techniques utilisées à ce jour sont prises en compte, avec leurs avantages et leurs inconvénients. Une partie non négligeable est consacrée aux techniques d'étude des spécimens en herbier (dissection, dessin...) et une autre à leur récolte sur le terrain, les auteurs n'hésitant pas à donner un certain nombre d'astuces, fruits d'une expérience certaine. Une illustration très claire accompagne cette étude. Enfin, les auteurs présentent brièvement en fin d'ouvrage les intérêts économiques, écologiques et environnementaux d'un Herbier. Il est étonnant de constater qu'il a fallu attendre la fin du XX^{e} siècle pour que le besoin d'un tel ouvrage se fasse sentir, alors que l'herbariologie a plus de 3 siècles d'existence. C'est certainement un ouvrage indispensable qui aurait sans aucun doute intérêt à être publié en plusieurs langues.

C. CUSSET.

Théophraste. *Recherches sur les Plantes*. Tome II, Livres III et IV. Texte établi et traduit par Suzanne AMIGUES, Les Belles Lettres, Paris, 306 p. (1989).

Le « Peri phyton istoria » fut de très longue date l'objet de traductions et figure parmi les premiers livres de botaniques imprimés (1483). L'édition qui est présentée ici par l'Association Guillaume BUDÉ, concerne les livres III et IV du tome II, parties d'une œuvre majeure de dix livres, auxquels s'ajoutent les « De Causis plantarum libri VI ».

Il s'agit en réalité d'une savante étude, résultat des travaux de Suzanne AMIGUES, qui groupe des aspects littéraires et scientifiques. Le sommaire placé en tête oriente immédiatement le lecteur vers les thèmes principalement traités. Le Livre III a pour objet « Les espèces sauvages d'arbres et d'arbrisseaux » et le Livre IV « Conditions écologiques particulières, durée et accidents de la vie végétale ». Deux facettes de la botanique déjà bien entrevues dans l'Antiquité, aujourd'hui objets de nombreuses publications dans lesquelles la bibliographie ne remonte guère au-delà du XIX^e siècle !

Chacun des 18 (Livre III) + 16 (Livre IV) chapitres est précisément titré dans le sommaire, par rapport aux éléments du texte original grec. Le corps de cet ouvrage agréablement présenté est constitué d'une reproduction (pages de droite) des textes grecs placés en regard de leur traduction en français (pages de gauche). De très nombreuses notes d'accompagnement éclairent ces textes et ont été très astucieusement regroupées : la version originale en grec a reçu un repérage toutes les cinq lignes, avec renvois de notes en bas de chaque page. On bénéficie ainsi du contexte des phrases, ce qui est loin d'être négligeable dans l'interprétation. Les renvois aux traductions antérieures sont fort instructifs.

L'ensemble des textes intéressera les botanistes, car outre les aspects descriptifs, de nombreux faits biologiques sont mentionnés. On sait les difficultés fréquentes que l'on rencontre à replacer dans la systématique actuelle des végétaux dont on ne peut connaître l'aspect que par des descriptions antiques, des mentions d'utilisations, ou des indications de lieux : il suffit de penser au « *Persea* » des anciens savants du pourtour méditerranéen pour mesurer les incroyables complexités d'identifications, fort bien rappelées dans ce livre.

En effet, la traduction en français est explicitée par de très nombreux renvois qu'il eut été impossible de placer avec le texte ; aussi, ces renvois furent-ils groupés, livre par livre et chapitre par chapitre, dans la seconde moitié de l'ouvrage sous le titre bien modeste de « Commentaire » (pp. 121-304). Il s'agit en réalité d'une immense documentation, sans doute jamais réunie à ce niveau à propos d'un auteur ancien en botanique. La documentation de référence est d'ailleurs beaucoup plus large que les « abréviations bibliographiques » données p. 119/120 et p. 199/200. Sans doute des lecteurs pourront regretter l'absence d'un Index des matières (noms de plantes, de lieux, etc.) mais la lecture du sommaire est un guide déjà précieux et il est fort instructif de lire ce qui touche un sujet précis avec un contexte plus large. Notons que la « commission technique » qui a entouré le travail de M^me AMIGUES comprenait J. BRUNEL, J. IRIGOIN et P. QUÉZEL. Si l'ouvrage semble austère car il n'y a pas de figures, il retient l'attention par la netteté de la traduction, la qualité des notes explicatives d'où les aspects anecdotiques ne sont pas exclus, la variété et la densité de la documentation exploitée. Une très attachante initiative qui, si elle concerne surtout les plantes méditerranéennes, touche nombre de sujets de zones limitrophes.

G. G. AYMONIN.

G. V. Goukov. *Plante, de qui portes-tu le nom?* Editions scientifiques, Khabarovsk. 304 pp., fig. (15,5 × 20,5 cm) (1989).

Cet ouvrage en Russe est consacré à évoquer les botanistes dont les noms ont été immortalisés dans des binômes d'espèces végétales de l'Extrême Orient soviétique. Il s'agit d'une synthèse érudite et agréable qui après une courte introduction comprend quatre parties d'inégal développement, retraçant les époques de la découverte botanique en Sibérie orientale.

La première période, dite « linnéenne » (pp. 12-65) nous rappellera que les botanistes russes œuvrent dès le XVII^e siècle et que des découvertes importantes furent faites par Wladimir ATLASSOV, Jean-Christian BUXBAUM, P. Simon PALLAS, V. BERING, SIEGESBECK, GMELIN, etc. La seconde période, dite maximowicienne s'étend sur la fin du XVIII^e et sur le XIX^e siècle, avec T. Andrevitch SMELOWSK, Grégoire I. LANGSDORF, Ivan REDOVSKY, Michel I. ADAMS, A. C. BOSCHNIAK, TURCZANINOV, I. KUZNEZOFF, André C. MERTENS, VLASSOV, LESSING, TRAUTVETTER, TILLING, MIDDENDORF, MAACK, et bien entendu MAXIMOWICZ, SCHMIDT, GLEHN, TATARINOV, SCHIPPENBACH, ainsi que PRZEWALSK dont les découvertes sont bien connues.

Sur le XIX^e et le XX^e siècles s'étend la période de KOMAROV marquée par la grande Flore d'URSS que dirigea ce dernier, synthèse monumentale pour un immense territoire, KORCHINSKY, POTANIN, KRYLOV,

WOLF, BORODINE, LITVINOV, PALCZEWSKII, ARSENIEV, SIUZEW, PALIBIN, BUSCH, KARO, I. V. KUZNETZOV, ALISSOVA-KLOBOUKOVA, GORODKOV, KRECZETOVIC, GOREJEV, entre autres, ont marqué ces décennies.

Une importante partie (chap. 4) est aussi consacrée aux botanistes étrangers ayant contribué à la connaissance de la flore de Russie et d'Orient. Plus de 120, parmi lesquels 19 Britanniques, 18 Allemands, 17 Français. Les évocations de G.-V. GOUKOV remontent jusqu'à DE LOBEL et TOURNEFORT, consacrent un long passage à LINNÉ, analysent des travaux de THUNBERG, de CHAMISSO, Asa GRAY, A. HENRY, WRIGHT, Armand DAVID, FRANCHET, SARGENT, Anton MUEHLDORF, Eric HULTEN, etc. Bibliographie et liste des botanistes étudiés (avec transcription pour les non-slaves).

Des dessins donnent les portraits d'un assez grand nombre de ces botanistes, ainsi que des figures d'espèces leur étant dédiées. Tous les botanistes habitués aux plantes introduites (adventices ou horticoles) reconnaîtront beaucoup de noms, car certains genres ou espèces sont assez familiers : *Maackia* (le « Cladrastis » de Mandchourie), *Sieversia, Betula maximoviczii, Mertensia, Picea glehnii, Eschscholzia, Krascheninnikovia*, et nombreux sont aussi les taxons présents en Europe qui furent décrits par les botanistes russes.

Chaque biographie indique une chronologie de la vie et de la carrière du savant évoqué.

G. G. AYMONIN.

H. Lieth & M. J. A. Werger, Editors. *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Série *Ecosystems of the World* 14 B (Editor D. W. GOODALL). Elsevier Science Publishing B.V., Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 713 p., nombreuses photos, fig., tabl. (1989).

La 1re partie de cet ouvrage, publiée il y a 7 ans dans cette même série (14 A), a traité de la structure et du rôle des forêts denses tropicales. Cette 2e partie est consacrée aux aspects biogéographiques et écologiques de ces milieux : composition floristique et faunistique, diversité spécifique, distribution géographique et adaptation chez divers groupes d'organismes vivant dans les forêts tropicales humides.

Ce volume renferme 35 chapitres, rédigés chacun par un ou plusieurs spécialistes. Après une préface et une introduction des rédacteurs, quatre chapitres traitent du milieu physique : climatologie et budgets hydriques, facteurs microclimatiques liés à la stratification verticale, sols et hydrologie. Treize chapitres sont consacrés au peuplement végétal de divers ensembles forestiers tropicaux géographiquement définis, ainsi qu'à la biologie et l'écologie de quelques groupes biologiques et taxonomiques (épiphytes vasculaires, lianes, Lichens, Bryophytes, Ptéridophytes, Diptérocarpacées...). Dix chapitres traitent des peuplements animaux de ces milieux (primates, oiseaux, chauves-souris, termites...). Les cinq derniers chapitres sont consacrés aux mycorrhizes, à l'évolution des litières, l'exploitation, l'utilité et la dégradation des forêts denses tropicales. Le volume est abondamment illustré de photographies, profils, tableaux, cartes de distribution et schémas. Il se termine par un index des auteurs cités, un index systématique et un index général.

Comme tous ceux publiés dans la série « Ecosystems of the World », ce volume constitue une source utile d'informations pour les écologues, les botanistes, les forestiers et les zoologistes réalisant des travaux sur les forêts denses inter-tropicales. Les sujets traités sont d'une telle ampleur (chacun pourrait à lui seul faire l'objet d'un tel ouvrage) que dans la plupart des cas il s'agit plutôt de généralités, et le lecteur sera bien souvent amené à consulter d'autres études plus complètes : à la fin de chaque chapitre, une bibliographie succincte, mais récente, l'aidera utilement, malgré quelques oublis.

A une époque où les scientifiques s'efforcent de montrer la grande diversité spécifique des forêts denses tropicales, leur importance, et leur déclin sous la pression des activités humaines, certains sujets traités dans ce volume, faisant état de recherches récentes, permettent d'approfondir la connaissance de ces écosystèmes. En outre, ils devraient susciter de nouvelles études et intéresser bon nombre de naturalistes préoccupés par la détérioration rapide de notre environnement biologique en zones inter-tropicales.

J. JÉRÉMIE.

Achevé d'imprimer le 2 août 1990.

Le Bulletin du 4[e] trimestre de l'année 1989 a été diffusé le 23 mai 1990.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 004 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.
T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

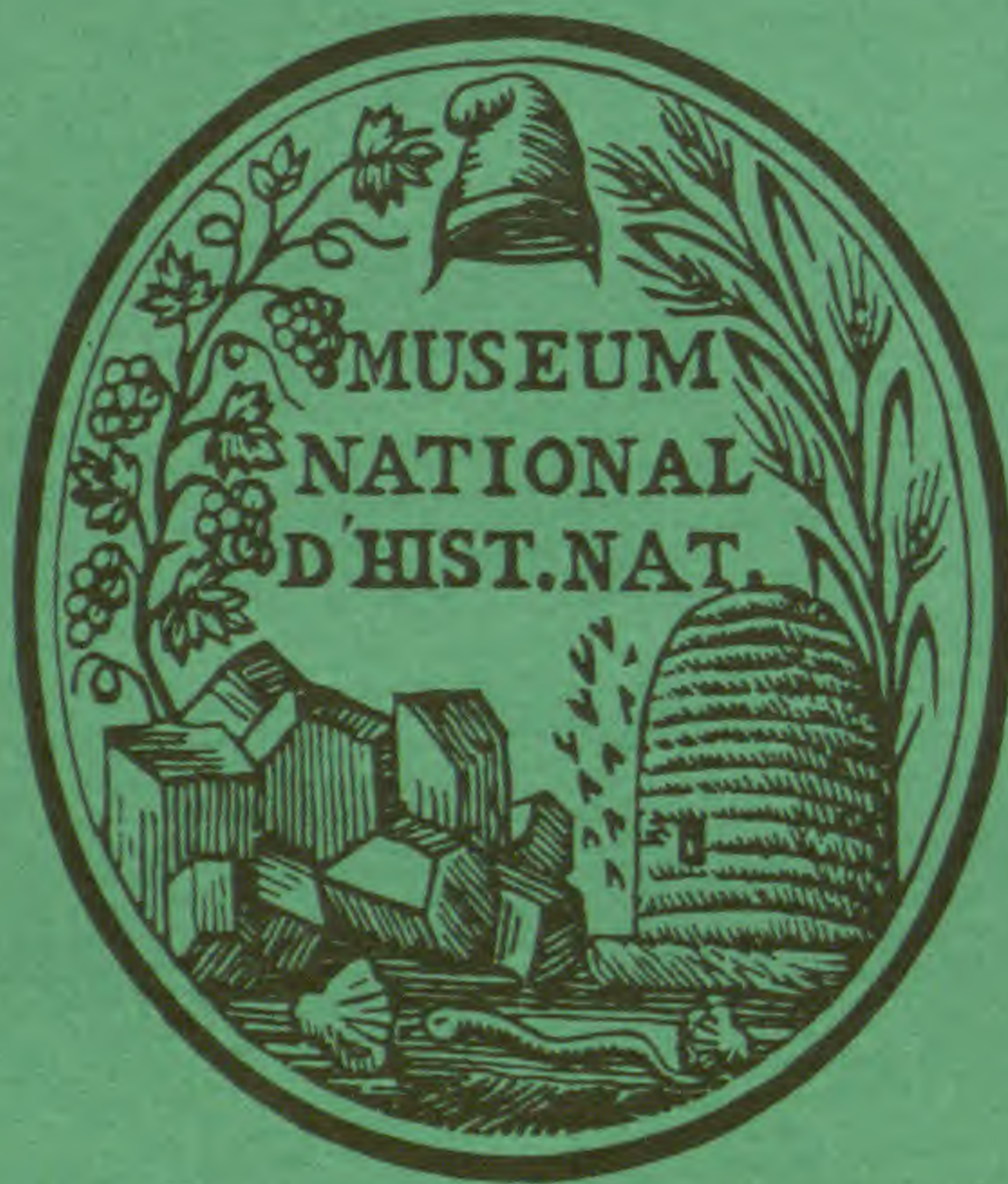
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- — Flore de Madagascar et des Comores, 93 vol. parus.
- — Flore du Gabon, 31 vol. parus.
- — Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
- — Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 16 vol. parus.
- — Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- — Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- — Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- — Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0240-8937

QK1
.B9221

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 12 1990 N° 2

Avril-Juin 1990

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur Ph. TAQUET

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Rédacteur-adjoint : M. KEDDAM ; Assistant de rédaction : S. HUL.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FORSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 40.79.33.53. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximal des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

- pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.33.53.
- pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.37.01. C.C.P. Paris 9062-62.
- pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.36.41.

Abonnements pour l'année 1990 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4^e série, **12**, 1990, section B, *ADANSONIA*, n° 2.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

BOSSER, J. — Les sous-espèces de *Grevea madagascariensis* Baillon (*Montiniaceae*) à Madagascar et en Afrique 109

The sub-species of Grevea madagascariensis Baillon (Montiniaceae) in Madagascar and Africa.

SCHATZ, G. E. & LE THOMAS, A. — The genus *Polyalthia* Blume (*Annonaceae*) in Madagascar 113

Le genre Polyalthia Blume (Annonaceae) à Madagascar.

FRIEDMANN, F. — Note sur la position systématique du genre *Trichosandra* Decne. (*Asclepiadaceae*) 131

Note on the systematic position of the genus Trichosandra Decne. (Asclepiadaceae).

WHITE, F. — *Ptaeroxylon obliquum* (*Ptaeroxylaceae*), some other disjuncts, and the Quaternary history of African vegetation 139

Ptaeroxylon obliquum (Ptaeroxylaceae), quelques autres taxons disjoints, et l'histoire de la végétation africaine au Quaternaire.

LEROY, J.-F. & CHEEK, M. — Une espèce nouvelle de *Malleastrum* (*Meliaceae*) de Madagascar 187

A new species of Malleastrum (Meliaceae) from Madagascar.

THIEN, L. B., PELLMYR, O., YATSU, L. Y., BERGSTROM, G. & MCPHERSON, G. — Polysaccharide food-bodies as pollinator rewards in *Exospermum stipitatum* and other *Winteraceae* 191

"Food-bodies" polysaccharidiques, attraits pour les pollinisateurs de Exospermum stipitatum et d'autres Winteraceae.

HALLÉ, N. — Additions aux *Orchidaceae* du Vanuatu 199

Additions to the Orchidaceae of Vanuatu.

MISSOURI BOTANICAL
FEB 28 1991
GARDEN LIBRARY

REVEAL, J. L. & HOOGLAND, R. D. — Validation of five family names in the *Magnoliophyta* 205

Validation du nom de cinq familles de Magnoliophyta.

PLOUVIER, V. — Alditols et cyclidols : répartition et taxonomie chez les plantes supérieures. Les recherches publiées depuis 1962 209

Alditols and cyclidols : distribution and taxonomy in the higher plants. Research published since 1962.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 109-112.

Les sous-espèces de *Grevea madagascariensis* Baillon (*Montiniaceae*) à Madagascar et en Afrique

J. Bosser

Résumé : *Grevea madagascariensis* Baillon subsp. *sublevis* Verdc. est mis en synonymie de subsp. *madagascariensis* et une nouvelle sous-espèce, subsp. *leandrii*, est établie.

Summary : *Grevea madagascariensis* Baillon subsp. *sublevis* Verdc. is considered to be a synonym of subsp. *madagascariensis* and a new subspecies, subsp. *leandrii*, is established.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Grevea madagascariensis Baillon a été étudié par R. Capuron (Adansonia, sér. 2, 9 (4) : 511-514, 1969) et B. Verdcourt (Kew Bull. 28 (1) : 147-150, 1973). Capuron en a donné une description détaillée, mais, tout en observant des différences dans les caractères de l'ovaire, du style et du fruit, il n'a pas voulu faire de distinction, ne sachant pas « quelle valeur taxonomique attribuer à ces différences ».

Verdcourt a repris en 1973 l'étude du genre *Grevea* pour l'Afrique et Madagascar. Il rattache à *G. madagascariensis* une récolte faite par Miss Napier au Kenya en 1934 et, se basant sur la pilosité longue des bourgeons axillaires et la forme des feuilles, crée une sous-espèce nouvelle : subsp. *keniensis* Verdc. Les fleurs mâles sont inconnues, ainsi que les fleurs femelles et les fruits mûrs, et de nouvelles récoltes seront nécessaires pour mieux apprécier ce taxon. Puis, étudiant le matériel malgache, il décrit une sous-espèce nouvelle de *G. madagascariensis* : subsp. *sublevis* Verdc., qu'il distingue par le fruit peu nettement côtelé et à surface lisse à faiblement verruqueuse. Pour lui, la subsp. *madagascariensis* a des fruits « gris, fortement côtelés et à surface portant de petits nodules faiblement en relief ». Outre le type de l'espèce, *Grevé 249*, les échantillons qu'il rattache à la sous-espèce typique ont été récoltés par Leandri dans l'Antsingy d'Antsalova et du Bemaraha et par Perrier (*Perrier de la Bâthie 1995*, un échantillon mâle venant de Belo sur Tsirihibina).

Grevé 249 est un échantillon femelle qui porte des fleurs ou de très jeunes fruits et, à notre avis, il est difficile de savoir si les fruits mûrs auraient été lisses, non ou faiblement côtelés ou fortement côtelés à épiderme noduleux. Si on admet que l'on peut séparer 2 sous-espèces par le fruit, il faut savoir à quelle sorte de fruit appartient le type. Le choix fait par Verdcourt en attribuant à la subsp. *madagascariensis* un fruit côtelé à surface noduleuse ne nous paraît pas

être le bon, ceci pour 2 raisons : il existe un échantillon (non vu par VERDCOURT) *Capuron 20884 SF*, venant des environs de Morondava, localité du type, et ayant de grandes ressemblances avec lui, qui porte des fruits non mûrs mais suffisamment développés pour voir qu'ils sont lisses et non noduleux. La deuxième raison est que les échantillons à fruits blanchâtres, fortement côtelés et à surface noduleuse viennent tous des calcaires de l'Antsingy d'Antsalova et du Bemaraha, station nettement au nord de Morondava. Les échantillons femelles ayant une autre origine, que VERDCOURT place dans sa subsp. *sublevis*, ont des fruits semblables à ceux de *Capuron 20884 SF*.

Comme cette distinction de 2 sous-espèces par le fruit nous paraît devoir être maintenue, il nous faut inverser la proposition de VERDCOURT et considérer que la subsp. *madagascariensis* a des fruits lisses, non ou faiblement côtelés, les plantes à fruits fortement côtelés et à surface noduleuse devant être regroupées dans une sous-espèce nouvelle : subsp. *leandrii* Bosser.

Grevea madagascariensis Baillon

Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1 : 420 (1884); *l.c.* 1 : 477 (1885); MILNE-REDHEAD *in* HOOKER's Icon. Pl. 6 (2) : *tab. 3541-3544* (1955); CAPURON, Adansonia, sér. 2, 9 (4) : 511-514 (1969); VERDCOURT, Kew Bull. 28 (1) : 147-148 (1973).

Subsp. **madagascariensis**

— *G. madagascariensis* subsp. *sublevis* VERDC., Kew Bull. 28 (1) : 148 (1973). Type : *Randriamiera RN 9722*, Andranomavo, Soalala, Madagascar, fr., 10.10.1958 (holo-, K ; iso-, P !). *Syn. nov.*

L'aire de cette sous-espèce s'étend de la rivière Morondava au Sud à Antsiranana (Diégo-Suarez) au Nord et aux environs de Vohémar dans le N.E.

C'est un arbuste ou un petit arbre du sous-bois de la forêt tropophile sur calcaires, sables ou marnes, qui semble, sur le plan du substrat, avoir peu d'exigences. Quand le fruit n'est pas encore mûr, il se contracte sur le sec et semble alors ± côtelé, mais le fruit mûr est subsphérique, lisse et de section circulaire, rétréci à la base en pédicelle allongé, un peu rétréci au sommet et couronné par les restes du calice et du style. L'ovaire peut être biloculaire ou, plus rarement uniloculaire, avec 2 placentas pariétaux intrusifs, se développant jusqu'au centre mais ne se soudant pas entre eux. Le style est en général entier et seulement bilobé au sommet, mais, sur des échantillons provenant des environs d'Ambato-Boeni et de la forêt de l'Ankarafantsika, il peut être bifide et parfois divisé jusqu'à la base. Au plan taxonomique, nous ne pensons pas qu'il faille attribuer de l'importance à ces caractères des placentas et du style.

Deux récoltes ont été faites près de Vohémar, uniquement sur des pieds mâles. Les fleurs mâles semblent être un peu plus grandes que la normale et des fleurs 5-mères ont été observées sur ces échantillons, mais en l'absence de fleurs femelles et de fruits on ne peut en faire un taxon différent. L'étude des fleurs mâles sur l'ensemble du matériel n'a apporté aucun caractère distinctif.

Noms vernaculaires : Kipatrozona, Mamalifolahy, Mavofeno (Sakalava); Pepana, Tapatrozona (Antankarana).

Matériel étudié. — Madagascar : *Abraham 31594 SF*, Matsaborimanga, Ankarana du Nord, 20.5.1987, fr. (TEF); *Boiteau 2002*, Ampijoroa (station forestière), 17.3.1970, fr. (MO, P); *Bosser s.n.*, Ankarana du Nord, 1970, fr. (P); *Capuron 208 SF*, raphières, environs d'Ambato-Boeni, janv. 1949, fr. (P, TEF); *18414a*, Antsanitia, Majunga, 11.11.1957, fl. ♀ (K, P); *18414b, ibid.*, fl. ♂ (K, MO, P, TEF); *18468*, forêt de l'Ankarafantsika, Ampijoroa, 19-21.11.1957, fl. ♀ (K, P, TEF); *18529*, Ampazony, Nord de Majunga, 24.4.1958, fr. (G, K, MO, P, TEF); *18862*, forêt d'Ambondro-Ampasy (exploitation Loyseau), canton d'Antonibe, distr. d'Analalava, oct.-nov. 1958, fl. ♀ (K, MO, P, TEF); *20884*, Betsipotika, Est de Morondava, 18.1.1962, fr. (K, MO, P, TEF); *27323*, entre Belinta et Ambatrabe, N.O. de Vohémar, au Sud de Maintialaka, 10-18.12.1966, fl. ♂ (P, TEF); *Cours 5493*, forêt d'Analamahitsy, Anivorano du Nord, 27.1.1960, fr. (P); *Debray 1098*, Ankarana du Nord, stérile (P); *Decary 15579*, Besalampy, 13.3.1940, fl. ♀ (P); *15591*, Antsingimavo, Maintirano, 12.9.1940, fl. ♂ (MO, P); *15632*, zone littorale, Besalampy, 13.9.1940, fl. ♂ (P); *15641, ibid.* (G, K, MO, P); *15790*, Namoroka, Rés. Nat. nº 8, 17-18.9.1940, fl. ♂ (K, MO, P); *15829, ibid.* (MO, P); *Grevé 249*, Morondava, fl. ♀, type de l'espèce (K, P); *249 bis, ibid.*, fl. ♂ (P); *Homolle 156*, Montagne d'Ambre, piste des Roussettes à Ankazobe au N.O. du massif, 1946, fl. ♂ (P); *290, 313, 346, 366*, Montagne des Français, Diégo-Suarez, 1946, fl. ♂ (P); *Humbert 18873*, collines et plateaux calcaires de l'Ankarana, province de Diégo-Suarez, déc. 1937-janv. 1938, fr. (K, MO, P); *32350, 32374*, forêt d'Ambatomamo, au Sud d'Anivorano du Nord, 30.1.1960, fr. (P); *32375, ibid.* (MO, P); *Jacquemin 915*, forêt d'Antsanitia, Nord de Majunga, 3.2.1972, fr. (P); *1227*, Ampijoroa, Ankarafantsika, 16.2.1973, fr. (K, P); *Morat 1448*, Ankarana, nov. 1964, fl. ♂ (P); *4675*, Causses du Kelifely, nov. 1974, fl. ♀ (MO, P); *Perrier de la Bâthie 776*, Firingalava, entre Maevatanana et Andriba, oct. 1898, fl. ♂ (K, MO, P); *783, ibid.*, fl. ♀ (P); *1995*, environs de Belo sur Tsirihibina, fl. ♂ (K, P); *3800*, Plateau du Tampoketsa, Ambongo, oct. 1904, fl. ♀ (K, MO, P); *6942, ibid.*, fl. ♂ (K, MO, P); *17859*, Namoroka, Ambongo, déc. 1926, fl. ♀ (K, MO, P); *17859 bis, ibid.*, fl. ♂ (P); *Rabevohitra 29756 SF*, Nord du lac Ampijoroa, Marovoay, 27.2.1989, fr. (TEF); *Randriamiera 79 RN*, Vilanondro, Andranomavo, Soalala, 10.11.1951, fl. ♂ (P, TEF); *6855 RN*, Andranomavo, Soalala, 10.11.1954, fl. ♂ (K, P, TEF); *9722 RN, ibid.*, 10.10.1958, fr., type de *Grevea madagascariensis* subsp. *sublevis* Verdc. (K, P); *Service Forestier*, sans coll. *5373*, Antanandava, route de Bekipay, distr. de Mitsinjo, 18.11.1951, fr. (P, TEF); *7948*, Ampijoroa, Marovoay, 23.11.1953, fl. ♂ (P, TEF); *9376*, Ankarana, Diégo-Suarez, 11.3.1954, fr. (P); *15668*, Analamerana, Vohémar, 16.2.1955, fl. ♂ (P, TEF); *15836*, Analavelona, Diégo-Suarez, 25.4.1956, fr. (P, TEF); *19380*, forêt d'Anatialabe, Kamakama, Ankirihitra, Ambato-Boeni, 30.11.1958, fr. (P, TEF); *26124*, Andranondahy, Berano, Distr. d'Antsalova, 19.10.1966, fr. (P, TEF).

Subsp. **leandrii** Bosser [1]

A subsp. madagascariensis *differt fructu valde costulato, non laevi, mamillis albidis paulo elevatis munito.*

Type : *Leandri 1111*, Salapango, Tsingy du Bemaraha, 9ᵉ Réserve, rochers calcaires 1.1.1933 (holo-, P; iso-, BR, G, K, MO, P, WAG).

Arbuste haut de 2-3 m. Feuilles caduques; limbe membraneux, ovale à elliptique, atténué et acuminé au sommet, cunéiforme ou arrondi et parfois un peu dissymétrique à la base 4-10 (-20) × 3,5-6,5(-10) cm; pétiole long de (0,8-)1-2(-4,5) cm. Les fleurs mâles, trimères, sont semblables à celles de la sous-espèce typique. Les fleurs femelles sont inconnues. Outre les caractères donnés dans la diagnose, le fruit est un peu différent par sa forme; il est plus oblong et plus longuement atténué en bec au sommet; ce bec pouvant atteindre 12 mm de longueur.

1. Dédiée à Jacques Leandri qui fut Professeur au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris et un des principaux explorateurs des Tsingy d'Antsalova.

C'est une plante du sous-bois de la forêt sèche sur calcaire. Tous les échantillons rapportés à cette sous-espèce viennent de l'Antsingy d'Antsalova et du Bemaraha. Aucun échantillon de la subsp. *madagascariensis* ne vient de cette région. Il y a donc là une population isolée pouvant se distinguer par les caractères du fruit.

NOM VERNACULAIRE : Poapoalahy (Sakalava).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Harmelin 10206 RN*, Antsalova, 10.1.1959, fr. (TEF); *Leandri 316*, Antsingy, Trano Passage, 11.10.1932, fl. ♂ (P); *416*, forêt de Soahazo, Antsingy, 22.10.1932, fl. ♂ (K, MO, P); *498*, Andranogidro, Tsingy du Bemaraha, 9e réserve, rochers calcaires, 5.11.1932, fl. ♂ (K, P); *959*, Tsingy du Bemaraha, 9e réserve, 1932-33, fr. (K, P); *1111*, Salapango, Tsingy du Bemaraha, 9e réserve, 1.1.1933, fr., type de la sous-espèce (BR, G, K, MO, P, WAG); *2643*, calcaires de l'Antsingy, vers Ambodiriano, Est d'Antsalova, alt. 100-150 m, 21.1.1960, fr. (P); *Morat 4817*, Antsingy d'Antsalova, R.N. 9, janv. 1975, fr. (P); *Randriambelo 7081 R.N.*, Bekopaka, Antsalova, 20.1.1955, fr. (P, TEF).

REMERCIEMENTS : L'auteur remercie le Dr. R. D. HOOGLAND, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris, qui a traduit la diagnose latine.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 113-130.

The genus *Polyalthia* Blume (*Annonaceae*) in Madagascar

G. E. SCHATZ & A. LE THOMAS

Summary : A review of the genus *Polyalthia* Blume (*Annonaceae*) in Madagascar is presented in which the 18 species recognized are placed into five informal "species groups". Four previously recognized species are reduced to synonymy, and five species are described as new : *P. sambiranensis* Capuron ex Le Thomas & Schatz, *P. angusti-elliptica* Schatz & Le Thomas, *P. keraudrenii* Le Thomas & Schatz, *P. multistamina* Schatz & Le Thomas, and *P. pendula* Capuron ex Schatz & Le Thomas. A new pollen type for Malagasy species of the genus is presented.

Résumé : L'étude du genre *Polyalthia* Blume (*Annonaceae*) à Madagascar permet de reconnaître 18 espèces classées en cinq groupes informels. Quatre espèces sont mises en synonymie et cinq espèces nouvelles sont décrites : *P. sambiranensis* Capuron ex Le Thomas & Schatz, *P. angusti-elliptica* Schatz & Le Thomas, *P. keraudrenii* Le Thomas & Schatz, *P. multistamina* Schatz & Le Thomas, et *P. pendula* Capuron ex Schatz & Le Thomas. Un nouveau type pollinique est mis en évidence pour les espèces malgaches du genre.

George E. Schatz, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A.; and Laboratoire de Phytomorphologie E.P.H.E., Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Annick Le Thomas, Laboratoire de Phytomorphologie E.P.H.E., Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

As currently circumscribed, the genus *Polyalthia* Blume is among the largest of the genera of *Annonaceae* with approximately 150 species centered in southeast Asia, and extending to eastern Africa. In all probability, a number of disparate elements are contained therein, and further revisionary studies will result in the removal and/or segregation of groups of species. In the African-Malagasy region, the section *Afropolyalthia* Engl. & Diels, consisting of two andromonoecious west African species, was considered by VERDCOURT (1969) to represent a distinct genus *Greenwayodendron* Verdc., although LE THOMAS (1969) has subsequently disputed its validity, and retained the two species in *Polyalthia*.

When last treated for the Flore de Madagascar et des Comores, CAVACO & KERAUDREN (1958) recognized 15 species of *Polyalthia* in Madagascar and one additional species from Anjouan, the Comores. The accumulation of material during the intervening years now permits a review of the genus in Madagascar, resulting in the reduction of four species to synonymy, and the description of five new species. Further material of several poorly known taxa, and additional field work, are required before a complete revision of the genus in Madagascar can be realized.

The *Polyalthia* species of Madagascar, as well as the four east African species (*P. mossambicensis* Vollesen, *P. stuhlmannii* (Engl.) Verdc., *P. tanganyikensis* Vollesen, and *P. verdcourtii* Vollesen) constitute an homogeneous assemblage, which falls under the section

Monoon Miq., characterized by uniovulate carpels. In addition, in all species for which fruit is known, the seeds exhibit the spiniform type of processes of the inner testal layer that enter the ruminations of the endosperm.

The pollen morphology of the Malagasy species has until now been considered to be very homogeneous : grains solitary, heteropolar, boat-shaped, monosulcate with a very elongated aperture, an exine of well developed columellae, and a smooth psilate tectum consisting of medium-sized perforations, e.g., *P. capuronii, P. emarginata, P. heteropetala*, and *P. oligosperma* (LE THOMAS, 1980/81 : type A of WAHA & HESSE, 1988). This type of pollen is equally present in the new species *P. angusti-elliptica.* A preliminary study by optical microscope of the pollen of all the species of *Polyalthia* in Madagascar shows that this type of pollen is characteristic of the informal species groups B and C as defined by macromorphological characters. Similar pollen morphology is exhibited by the *Polyalthia hypoleuca* complex of southeast Asia (ROGSTAD & LE THOMAS, 1989) and is rare elsewhere in the family, raising the possibility that a constellation of Malagasy *Polyalthia* and the *Polyalthia hypoleuca* complex are sister groups. On the hand, the four other new species have, like *P. decora* (Fig. 5, *3-4*), inaperturate pollen, subspherical to ellipsoidal or slightly conical, the exine noncolumellar, very fragile and little thickened, and the tectum scabrous and/or more or less strongly areolate and perforate (cf. *P. sambiranensis*, Fig. 3, *4*). This pollen type is characteristic of groups A, D, and E. Without transmission microscopic studies, it is not possible to assign this inaperturate type to one of the "inaperturate" types described by WAHA & HESSE (1988) for asiatic and australian species of *Polyalthia.*

Within the Malagasy *Polyalthia*, it is possible to recognize "species groups" based on suites of characters including : the presence or absence of domatia on the lower lamina surface; the relative sizes of sepals and petals and their shape; the number of carpels and the reduction thereof; and the form and pubescence of the stigma. What follows below then, is a key to Malagasy and Comorian species of *Polyalthia*, an enumeration of the informal "species groups" with emended descriptions, proposed synonymy, and the description of five new species.

KEY TO THE SPECIES OF POLYALTHIA IN MADAGASCAR AND THE COMORES

1. Leaves glaucous below; sepals small relative to the petals, less than 2 mm long and broad; pedicel very slender .... *P. pendula*

1'. Leaves not glaucous below; sepals larger relative to the petals, greater than 2 mm long and broad; pedicel thicker, not slender 2

2. Leaves with domatia in the form of tufts of hairs in the axils of the secondary veins and midrib below 3

3. Young branches with conspicuous lenticels; leaves oblanceolate to obovate with an acute apex .... *P. perrieri*

3'. Young branches lacking conspicuous lenticels; leaves elliptic to oblong-elliptic with an acuminate apex 4

4. Young branches densely golden-ferruginous pubescent; pedicel less than 8 mm long; petals narrowly oblong, ca. 4 times longer than broad .... *P. henrici*

4'. Young branches glabrous; pedicel greater than 8 mm long; petals broadly oblong, 2(-3) times longer than broad 5

5. Pedicel 12-15 mm long; petals to 26 mm long; leaves chartaceous, lustrous above, to 22 cm long .... *P. sambiranensis*

5′. Pedicel 20-26 mm long; petals to 40 mm long; leaves membranaceous, matte above, not exceeding 15 cm long .... *P. humblotii*

2′. Leaves without domatia in the axils of the secondary veins and midrib below 6

6. Carpels numerous, greater than 40; style/stigma elongated, prismatic; secondary venation well developed; petals elliptic with a length : width ratio of 2 : 1 7

7. Stamens numerous, ca. 250; leaves elliptic to slightly obovate, attenuate-acute at the base. .... *P. multistamina*

7′. Stamens less numerous, ca. 200 or less; leaves oblong to oblong-elliptic, rounded at the base 8

8. Leaves large, 16-28 cm long, the venation raised on the upper surface. *P. keraudrenii*

8′. Leaves smaller, 8-11 cm long, the venation flat on the upper surface .... *P. decora*

6′. Carpels less numerous, less than 40; stigma globose to napiform, an elongate, prismatic style/stigma lacking; petals ovate to linear with a length : width ratio of 2.5-10 : 1. 9

9. Sepals long relative to the petals, the petals less than 2X as long as the sepals (in *P. heteropetala*, the petals less than 2X as long as sepals, but the petals narrowly oblong with a length : width ratio of 10 : 1); petals ovate with a length : width ratio of 2.5 : 1. 10

10. Flowers smaller, the petals 5 mm long or less; leaves lanceolate and slightly falciform, very small, 2-4 cm long, 0.8-1.2 cm broad .... *P. madagascariensis*

10′. Flowers larger, the petals greater than 5 mm long; leaves narrowly elliptic to oblanceolate to obovate 11

11. Carpels more numerous, 6-13; monocarps distinctly stipitate, the stipe 3-9 mm long; leaves oblanceolate, long attenuate at the base, the blade more or less decurrent along the petiole .... *P. chapelieri*

11′. Carpels less numerous, 2-7; monocarps nearly sessile; leaves narrowly elliptic or obovate 12

12. Leaves obovate, the apex emarginate, the petiole thick, ca. 0.7 cm long, the tertiary venation indistinct; monocarps with an obtuse apex .... *P. emarginata*

12′. Leaves narrowly elliptic-oblong, the apex rounded, the petiole slender, ca. 1.2 cm long, the tertiary venation distinct, finely reticulate; monocarps distinctly apiculate. .... *P. angusti-elliptica*

9′. Sepals generally much shorter relative to petals, the petals greater than 2X as long as the sepals (slightly less than 2X as long in *P. heteropetala*); petals narrowly oblong to linear with a length : width ratio of 7-10 : 1 13

13. Sepals large, 20-25 mm long; leaves broadly elliptic, 8-9 cm broad. *P. heteropetala*

13′. Sepals much smaller, less than 8 mm long; leaves not exceeding 5.5 cm broad. 14

14. Leaves lanceolate, falciform; carpels less numerous, ca. 8 ..... *P. oligosperma*

14′. Leaves not falciform; carpels more numerous, greater than 8 15

15. Petals linear, greater than or equal to 45 mm long; leaves elliptic-oblong, the apex attenuate to slightly acuminate 16

16. Petals yellowish green at anthesis; flowers sparse along branch ends ... . *P. capuronii*

16′. Petals yellow at anthesis; flowers abundant on branches behind leaves. .... *P. ghesquiereana*

15′. Petals narrowly oblong, 20-30 mm long 17

17. Leaves long elliptic-lanceolate, the secondary and tertiary venation indistinct; pedicel slightly ribbed .... *P. richardiana*

17′. Leaves short elliptic to obovate, the secondary and tertiary venation distinct; pedicel not ribbed .... *P. humbertii*

GROUP A

A group of widespread, closely related species, which includes *P. henrici* Diels, *P. humblotii* Drake ex Cavaco & Keraudren, *P. perrieri* Cavaco & Keraudren, and the newly described *P. sambiranensis* Capuron ex Le Thomas & Schatz below, is well characterized by the presence of domatia in the form of tufts of golden-ferruginous hairs in the axils of the secondary veins with the midrib on the lower lamina surface. In addition, petals are narrowly elliptic to oblong-elliptic with a length to width ratio of 2-2.5 : 1 ; the number of carpels varies from 20-40, with a globose to obconic stigma that is finely tuberculate-papillate with a shallow medial crease; and the monocarps are ellipsoid and short apiculate.

Distinguishing individual species among the group is somewhat problematical, and is based on a combination of characters including pubescence and presence of lenticels on the young branches, the texture of leaves, and the length of the pedicel. Widespread throughout the west, and occurring on both calcareous "tsingy" and sand substrates, *P. henrici* is distinguished by densely pubescent young branches and a short pedicel. Endemic to Anjouan, the Comores, *P. humblotii* has glabrous young branches, a long pedicel, and the largest petals among the group. Described from coastal forest on sand near Vohemar, *P. perrieri* exhibits the least well developed domatia, and conspicuous lenticels on the young branches. Two CAPURON collections from the northwest on the Sahafary Plateau (*SF 20977, SF 24512*) probably represent *P. perrieri*, and if so, fruit can now be described as : monocarps ellipsoid, 9 mm long × 6 mm in diameter, short apiculate, the stipe short, stout 2-3 mm long, the pedicel elongating to 20 mm in fruit. A recent collection from the Masoala Peninsula (*Schatz 2886*) with densely pubescent young branches and long pedicels may represent a new species, but fruiting material is desired prior to description.

The recently described *P. verdcourtii* Vollesen (1980) from Tanzania in all likelihood belongs with the above group, as it is the only other *Polyalthia* species in the African-Malagasy region possessing domatia.

Polyalthia sambiranensis Capuron ex Le Thomas & Schatz, *sp. nov.* — Fig. 1, *1-6*; 3, *1-4*.

A madagascariensibus speciebus foliorum pagina inferiore domatiis munita differt ramis juvenilis glabris, haud lenticellis, foliis magnis chartaceis, pagina superiore nitida et petalis oblongis.

Tree 10-15 m tall, the young branches glabrous. Leaves chartaceous, long elliptic, (4.5-)8-22.5 cm long, (1.5-)2.8-7.6 cm broad, the apex long acuminate, the base cuneate to attenuate, the petiole 4.6 mm long, glabrous, the upper and lower surface glabrous, the upper surface lustrous, the lower matte, the venation weakly brochidodromous to camptodromous with 10-12 pairs of major secondary veins and conspicuous domatia consisting of tufts of golden-ferruginous hairs in the axils of the secondary veins, the midrib flattened above and slightly broader toward the base, conspicuously elevated below, the secondary and tertiary venation slightly elevated above and below.

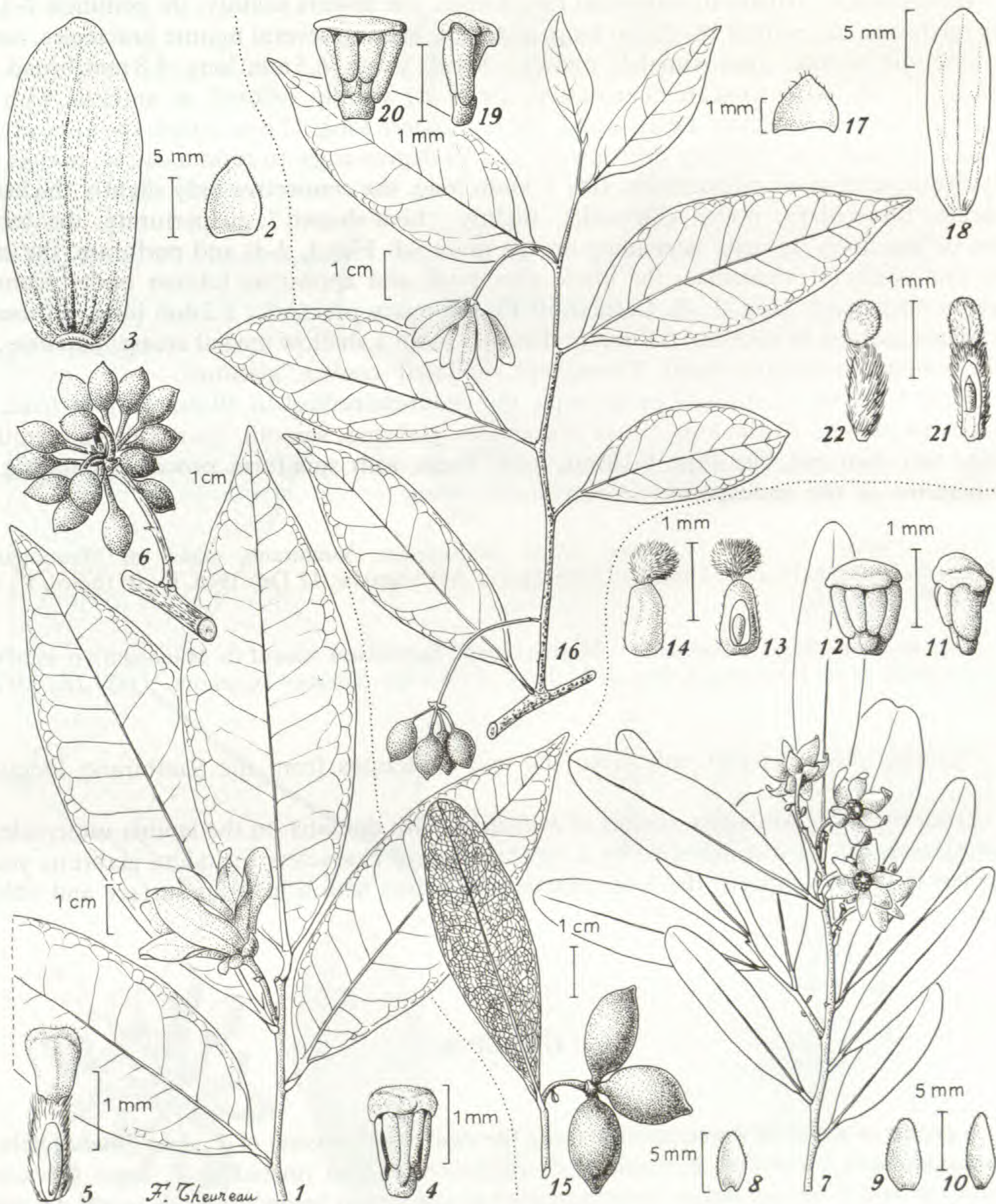


Fig. 1. — **Polyalthia sambiranensis** : **1**, flowering branch; **2**, sepal; **3**, petal; **4**, stamen in face view; **5**, carpel with the ovary cut longitudinally; **6**, fruit (*SF 24836*). — **Polyalthia angusti-elliptica** : **7**, flowering branch; **8**, sepal; **9**, inner petal; **10**, outer petal; **11-12**, stamen in face view and profile; **13**, ovary cut longitudinally; **14**, carpel (*SF 18237*); **15**, fruiting branch (*SF 9181*). — **Polyalthia pendula** : **16**, flowering and fruiting branch; **17**, sepal; **18**, petal; **19-20**, stamen in profile and face view; **21**, ovary cut longitudinally; **22**, carpel (*SF 20530*).

Inflorescences axillary to somewhat ramiflorous, the flowers solitary, the peduncle 2-3 mm long, glabrous, the pedicel 10-12 mm long, glabrous, bearing several minute bracteoles, one at the base and another approximately midway. Sepals ovate, 6.5 mm long, 4.8 mm broad, the apex acute, the base truncate to concave, glabrous, slightly reflexed at anthesis with the margins somewhat recurved. Petals equal, oblong, 26 mm long, 12 mm broad, the apex obtuse, the base rounded and abruptly bent inward at a 90 degree angle to form a cavity, orange-red, very finely puberulous. Stamens ca. 100, 1.3 mm long, the connective only slightly thickened, truncate, tuberculate; pollen ellipsoidal, slightly "boat-shaped", inaperturate, the tectum more or less finely areolate depending on the grain (cf. Fig. 3, *1-3*) and perforate, the exine very thin, without columellae, the intine very thick and appearing tubular under scanning electron microscopy (Fig. 3, *4*). Carpels 30-40, the ovary prismatic, 1.2 mm long, pubescent, the stigma globose to obconic, 0.8 mm in diameter, with a shallow medial crease, papillate, the ovule solitary, appearing basal. Torus very shallowly convex, glabrous.

Fruit a cluster of stipitate monocarps, the peduncle/pedicel to 30 mm long in fruit, the monocarps oblong, 10 mm long, 5 mm in diameter, glabrous, smooth, short apiculate, initially yellow and then red, the stipe 6-16 mm long. Seeds with spiniform processes entering the ruminations of the endosperm.

TYPE : *Service Forestier (Capuron) 24836*, Madagascar, Sambirano, massif de Manongarivo, confluent de l'Antsahabe entre Djangoa (Ambanja) et Ankaramybe, 12 Dec 1966, fl., fr. (holo-, P; iso-, K, MO, P, TEF, U).

ADDITIONAL MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Sambirano, massif de Manongarivo, confluent de l'Antsahabe et de l'Antsehankolana, Nov 1954, fr., *Service Forestier (Capuron) 11481* (K, MO, P, TEF).

DISTRIBUTION : Known only from the two collections from the Sambirano Domain.

From the other Malagasy species of *Polyalthia* with domatia on the lamina underside, *P. sambiranensis* can be distinguished by a combination of characters including glabrous young branches that lack lenticels, the large chartaceous leaves with a lustrous surface and oblong petals.

GROUP B

A group of small-flowered species along the east coast consists of *P. emarginata* Diels, *P. madagascariensis* Cavaco & Keraudren, *P. chapelieri* Baillon (including *P. lamii* Cavaco & Keraudren and *P. lucens* Baker, both proposed in synonymy below) and the newly described *P. angusti-elliptica* Schatz & Le Thomas. The group is foremost characterized by sepals that are relatively long in relation to the petals, the petals not exceeding twice the length of the sepals. In addition, there is a tendency for an emarginate leaf apex; secondary venation that is little or no more well developed than the tertiary venation; the inner petals slightly narrower than the outer petals; a globose, densely pubescent stigma with the stigmata loosely fused into

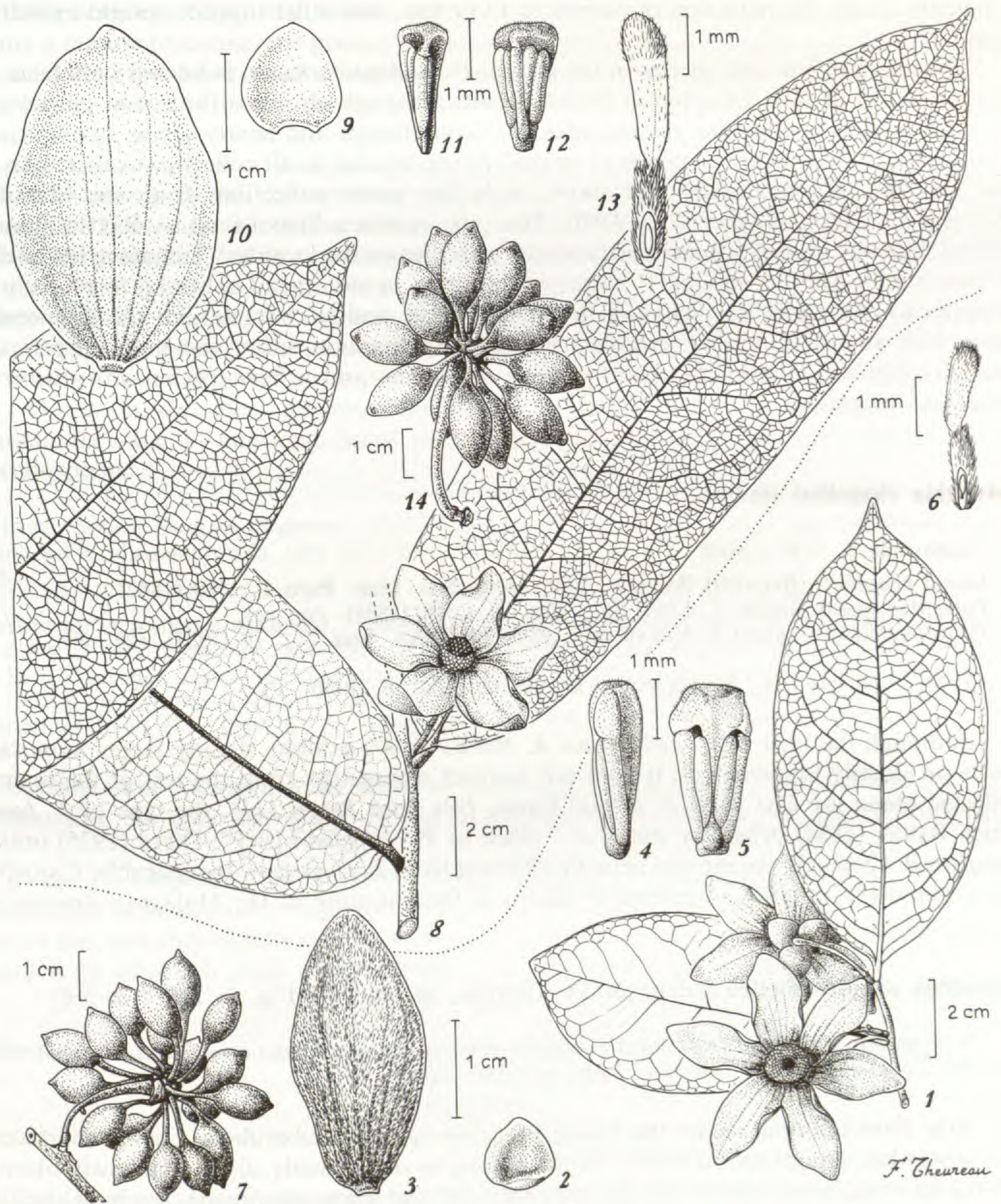


Fig. 2. — **Polyalthia multistamina** : **1**, flowering branch ; **2**, sepal ; **3**, petal ; **4-5**, stamen in profile and face view ; **6**, carpel with ovary cut longitudinally (*RN 9764*) ; **7**, fruit (*Cours 3171*). — **Polyalthia keraudrenii** : **8**, flowering branch ; **9**, sepal ; **10**, petal ; **11-12**, stamen in profile and face view ; **13**, carpel with ovary cut longitudinally ; **14**, fruit (*SF 22117*).

a stigmatic head; the reduction of carpels to 13 or less; and a flat-topped, upright cylindrical torus.

The smallest flowered species in the group, *P. madagascariensis*, is known only from the type just north of Fort Dauphin in littoral forest. Although also described from purportedly littoral forest, *P. emarginata*, distinguished by large flowers and nearly sessile non-apiculate monocarps, is more likely a species of upland forest, insofar as all collections other than the type are from 500 m altitude and above, including recent collections from the Massif of Marojejy at 1300 m (*Miller 3527, 4100*). The type carries a PERRIER DE LA BÂTHIE number (*14910*), but was in fact "donné par GOUDET", and hence the locality "Tamatave litorale" is of some doubt. Another species, *P. chapelieri*, however, is widespread in littoral forest from Ft. Dauphin to Maroantsetra including Ile Sainte Marie, and is characterized by oblanceolate leaves with almost no visible secondary and tertiary venation, more numerous carpels, and distinctly stipitate monocarps. The following synonymy and a new species with distinctive leaves are proposed.

Polyalthia chapelieri Baillon

Adansonia 8 : 349 (1868).
— *Unona chapelieri* (BAILLON) BAILLON, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1 : 338 (1882).
— *Polyalthia lucens* BAKER, J. Linn. Soc., Bot. 21 : 318 (1884), *syn. nov.*
— *Polyalthia lamii* CAVACO & KERAUDREN, Bull. Jard. Bot. Etat 27 : 76 (1957), *syn. nov.*

TYPE : *Chapelier s.n.*, Madagascar : Est, s. loc., n.d., fl. (holo-, P).

Although the type of *P. lamii* (*Lam & Meeuse 6047*) exhibits slightly larger monocarps borne on slightly longer stipes, it does not warrant segregation from the rest of the material collected along the east coast in littoral forest. Nor does *Baron 3116*, the type of *P. lucens*, which BAKER (1884) originally stated as "allied to *P. chapellieri* [sic]". DIELS (1925) initially questioned whether *P. lucens* was actually different from *P. chapelieri*. Inexplicably, CAVACO & KERAUDREN (1958) failed to include *P. lucens* in their account of the Malagasy *Annonaceae*.

Polyalthia angusti-elliptica Schatz & Le Thomas, *sp. nov.* — Fig. 1, *7-15*; 3, *5-6*.

P. chapelieri *affinis, sed foliis anguste elliptico-oblongis, utraque pagina nerviis leviter prominentibus, carpellis 2-6 et monocarpiis conspicue longe apiculatis differt.*

Tree 10 m tall and above, the young branches sparsely puberulous. Leaves chartaceous and somewhat coriaceous, narrowly elliptic-oblong to occasionally slightly narrowly obovate, 2.8-6.3 cm long, 0.8-1.7 cm broad, the apex rounded and often emarginate, the base attenuate with the lamina decurrent along the petiole, the petiole 1-2 mm long, sparsely puberulous, the upper and lower surfaces glabrous, lustrous, the lower surface verruculose, the venation weakly brochidodromous to camptodromous with 7-10 pairs of major secondary veins, which however are only slightly more evident than the tertiary venation, both the secondary and tertiary venation slightly elevated above and below.

Inflorescences axillary, the flowers solitary, the peduncle 2 mm long, sparsely puberulous, bearing a minute bracteole, the pedicel 6-10 mm long, glabrescent, bearing a larger bract 2 mm long near the base. Sepals ovate, 5.1-5.5 mm long, 3.0-3.5 mm broad, the apex acute, the base truncate to concave, glabrous, the margin sparsely ciliate. Petals subequal, ovate, 8-9 mm long, 3-4 mm broad, the inner petals slightly narrower, the apex acute, the base rounded and abruptly bent inward at a 90 degree angle forming a cavity, the inner and outer surfaces glabrous. Stamens ca. 40, 1.1 mm long, the connective slightly thickened, truncate; pollen ellipsoidal, " boat-shaped ", monosulcate, the aperture elongate, extending across the entire width of the grain, the tectum smooth and perforate, the exine columellar (Fig. 3, *5-6*). Carpels 2-6, the ovary prismatic, 1 mm long, sparsely pubescent, the stigma globose, 0.4 mm in diameter, densely strigose, the stigmata loosely fused together into a stigmatic head, the ovule solitary, appearing basal. Torus short cylindrical, truncate, glabrous.

Fruit a cluster of shortly stipitate monocarps, the monocarps ellipsoid-oblong, 19 mm long, 11 mm in diameter, glabrous, somewhat verrucose, the apex conspicuously long apiculate, the stipe 2-3 mm long. Seeds with spiniform processes entering the ruminations of the endosperm.

TYPE : *Service Forestier (Capuron) 18237*, Madagascar : Est, environs de la Baie d'Antongil, restes de forêt à l'W. d'Anandrovola, vers 100-150 m d'altitude, 11 Sept 1957, fl., fr. (holo-, P; iso-, K, MO, TEF).

ADDITIONAL MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR, Est : Restes de forêt à l'W. d'Anandrivola, sur la piste d'Ancua, vers 100 m d'alt., Mar 1954, fr., *Service Forestier (Capuron) 9181* (MO, P, TEF); environs de la Baie d'Antongil, massif de Farankaraina, entre Navana et Andranofotsy, de 9 à 150 m d'altitude, 20 Sept 1957, fl., fr., *Service Forestier (Capuron) 18354* (MO, P, TEF); Antanambe, au Sud de Mananara, sur latérites, 10-14 Nov 1964, fl., fr., *Service Forestier (Capuron) 23762* (MO, P, TEF).

DISTRIBUTION : Known from south of Mananara to just east of Maroantsetra, an arc encompassing the area just south of, and extending to the head of, the Bay of Antongil.

From *P. chapelieri*, its probable sister species, *P. angusti-elliptica* can be easily distinguished by its narrowly elliptic-oblong leaves with slightly raised venation, the secondary venation fine and only slightly more developed than the tertiary venation, and by the reduction in carpels to only 2-6, with conspicuously long apiculate monocarps.

GROUP C

The largest group of *Polyalthia* in Madagascar includes *P. ghesquiereana* Cavaco & Keraudren, *P. capuronii* Cavaco & Keraudren, *P. oligosperma* (Danguy) Diels, *P. heteropetala* (Diels) Ghesq., *P. richardiana* Baillon (including *P. dielsii* Cavaco & Keraudren, proposed in synonymy below), and *P. humbertii* Cavaco & Keraudren (including *P. leandrii* Cavaco & Keraudren, proposed in synonymy below). They are characterized principally by long, narrowly oblong to linear petals with a length to width ratio of 7-10 : 1, the inner petals

sometimes slightly narrower and longer. The densely pubescent stigma is obconic to napiform with a shallow medial crease and is attached laterally to the ovary.

The two species with the longest petals, *P. capuronii* and *P. ghesquiereana*, are extremely closely related and should perhaps be merged. Although no type was designated in the original publication of *P. ghesquiereana* (CAVACO & KERAUDREN, 1957), "type" stickers are attached in the Paris herbarium to *Service Forestier 12910* from Farankaraina near Maroantsetra, and it is here accepted as the type in lieu of lectotypification. The type of *P. capuronii* is from just north of Fort Dauphin, 1000 km to the south. A recent collection from near the type locality (*Schatz 2651*) permits the description of fruit : monocarps ellipsoid, 21 mm long × 15 mm in diameter when fresh, 15 mm long × 9 mm in diameter when dry, the apex rounded, the stipe 8-9 mm long. On Nosy Mangabe, just opposite the type locality of *P. ghesquiereana*, flowers are abundant along the branches, the petals yellow at anthesis. Whereas, in the Fort Dauphin region, flowers are sparse along the branches, and petals are green to yellowish-green at anthesis. A number of collections from the Tampolo region north of Fenerive are difficult to assign to one or the other species. Further field work is necessary before a decision to merge the species can be made.

Distinguished by narrowly ovate to lanceolate and somewhat falciform leaves, *P. oligosperma* is an upland species of the escarpment forests, also known from Mt. d'Ambre in the north. Another complex occurring in the upland escarpment forests is represented by *P. humbertii* and *P. leandrii*, characterized by broadly to narrowly elliptic leaves with evident, slightly raised tertiary venation. Both were originally described without fruit, and additional collections display a continuum in leaf width as well as monocarp size, and engender the proposed synonymy.

Polyalthia humbertii Cavaco & Keraudren

Bull. Jard. Bot. Etat 27 : 76 (1957).

— *Polyalthia leandrii* CAVACO & KERAUDREN, Bull. Jard. Bot. Etat 27 : 76 (1957), *syn. nov.*

TYPE : *Service Forestier (Capuron) 8792*, Madagascar, est, environs du col d'Atondradama, entre les bassins de la Mahalevona et de la Sahafihitra, au Nord de la presqu'île Masoala, 600 m d'altitude, 25 Dec 1953, fl. (holo-, P; iso-, MO, P, TEF).

With a type consisting of multiple duplicates *(Service Forestier (Capuron) 8792)*, *P. humbertii* has been chosen over *P. leandrii*. Fruit can now be described as : monocarps ellipsoid-oblong, 12-19 mm long × 7-10 mm in diameter, the apex obtuse to rounded, the stipe 6-10 mm long and laterally attached to the monocarp. In certain respects, *P. humbertii* appears transitional to species of Group B.

Unfortunately misnamed, *P. heteropetala* is easily distinguished by its large, broadly ovate, foliaceous sepals, mistaken by both DIELS (1925) in his original description of *Fenerivia*, and CAVACO & KERAUDREN (1958) for an additional whorl of petals. The so-called "*subquadrato-disciformis*" calyx referred to in the original description is in fact merely the base of the receptacle, less contracted in the drying process than the rest of the receptacle. The question of whether the proliferation of petals to 9 or 10 is, or is not, a characteristic feature of the species, as opposed to an aberrant condition, awaits the collection of additional material.

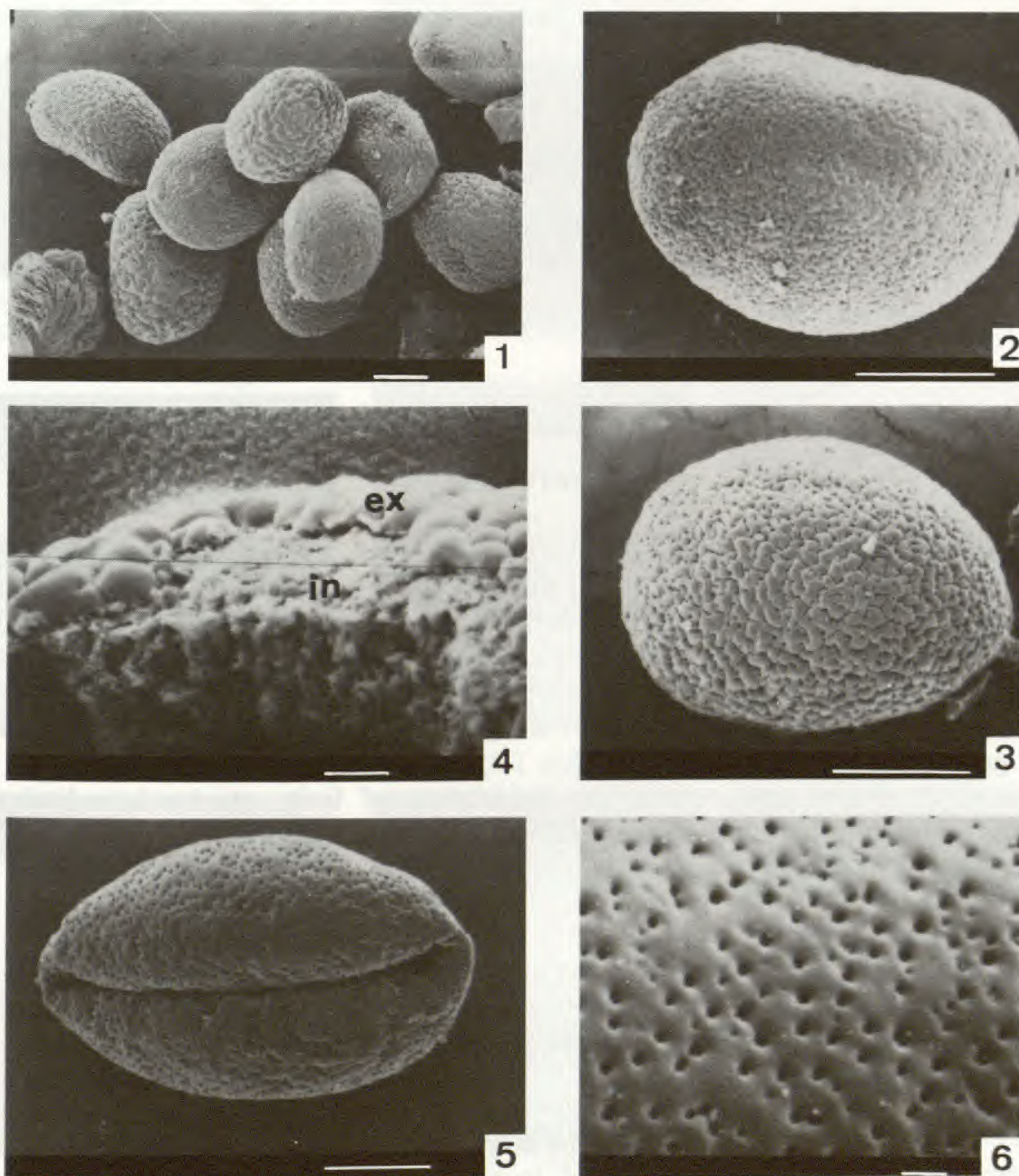


Fig. 3. — **Polyalthia sambiranensis** : **1**, assemblage of pollen grains (SEM) showing intraspecific variation in the ornamentation of the exine; **2**, grain with finely areolate tectum; **3**, grain with more coarse areolate tectum; **4**, fracture of the sporoderm showing areolate tectum, thin exine lacking columellae, and thick, tubular intine. — **Polyalthia angusti-elliptica** (SEM) : **5**, monosulcate " boat-shaped " grain; **6**, smooth psilate-perforate tectum. Scale bar : 1, 2, 3, 5 = 10 μm; 4, 6 = 1 μm.

Finally, the group is represented in the Sambirano Domain by a species with long elliptic (and *not* falciform as stated by CAVACO & KERAUDREN, 1958) leaves, with virtually no visible secondary or tertiary venation, and a slightly ribbed pedicel when dry. The two species involved, *P. richardiana* and *P. dielsii*, are indistinguishable, the types both collected on Nosy Be, and thus the following synonymy is proposed.

Polyalthia richardiana Baillon

Adansonia 8 : 350 (1868).

— *Unona richardiana* (BAILLON) BAILLON, Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1 : 339 (1882).
— *Polyalthia dielsii* CAVACO & KERAUDREN, Bull. Jard. Bot. Etat 27 : 77 (1957), *syn. nov.*

TYPE : *Richard s.n.*, 1840, Madagascar, Nossi-Bé, hortulanus borbonicus, fr. (lecto-, P, here designated).

GROUP D

A group of large-leaved species along the east coast, including *P. decora* Diels and the newly described *P. keraudrenii* Le Thomas & Schatz and *P. multistamina* Schatz & Le Thomas below, is characterized by : well developed secondary venation; large elliptic petals with a length to width ratio of 2 : 1; long stamens with a thickened papillate connective; an increase in the number of carpels (over 60); and an elongate, prismatic style/stigma with a pubescent apical stigmatic surface. A recent collection (*Schatz 1859*) probably represents the second collection of *P. decora* and permits the description of fruit : peduncle/pedicel slender, elongating to 31 mm in fruit, the monocarps ellipsoid, 9 mm long × 7 mm in diameter, acute, the stipe slender, 9 mm long.

Polyalthia keraudrenii Le Thomas & Schatz, *sp. nov.* — Fig. 2, *8-14*; 4, *8-9*.

P. multistamina *affinis, sed foliis majoribus, oblongis et staminibus minus numerosis.*

Large shrub, the young branches glabrous. Leaves membranaceous to chartaceous, somewhat stiff coriaceous, oblong to oblong-elliptic, 16.5-27.6 cm long, 3.7-8.5 cm broad, the apex acuminate, the base obtuse-rounded to slightly sub-cordate, occasionally somewhat inaequilateral, the margin involute, the petiole stout, canaliculate, glabrous, 4-6 mm long; the upper surface glabrous, lustrous, the lower surface glabrous, matte; venation weakly brochidodromous to camptodromous with 8-12 pairs of major secondary veins, the midrib slightly recessed above, distinctly elevated below, the secondary and tertiary venation slightly elevated above and below.

Inflorescences axillary, the flowers solitary, the peduncle 1-2 mm long, the pedicel 18-23 mm long, glabrous, bearing a minute bracteole approximately midway. Sepals broadly

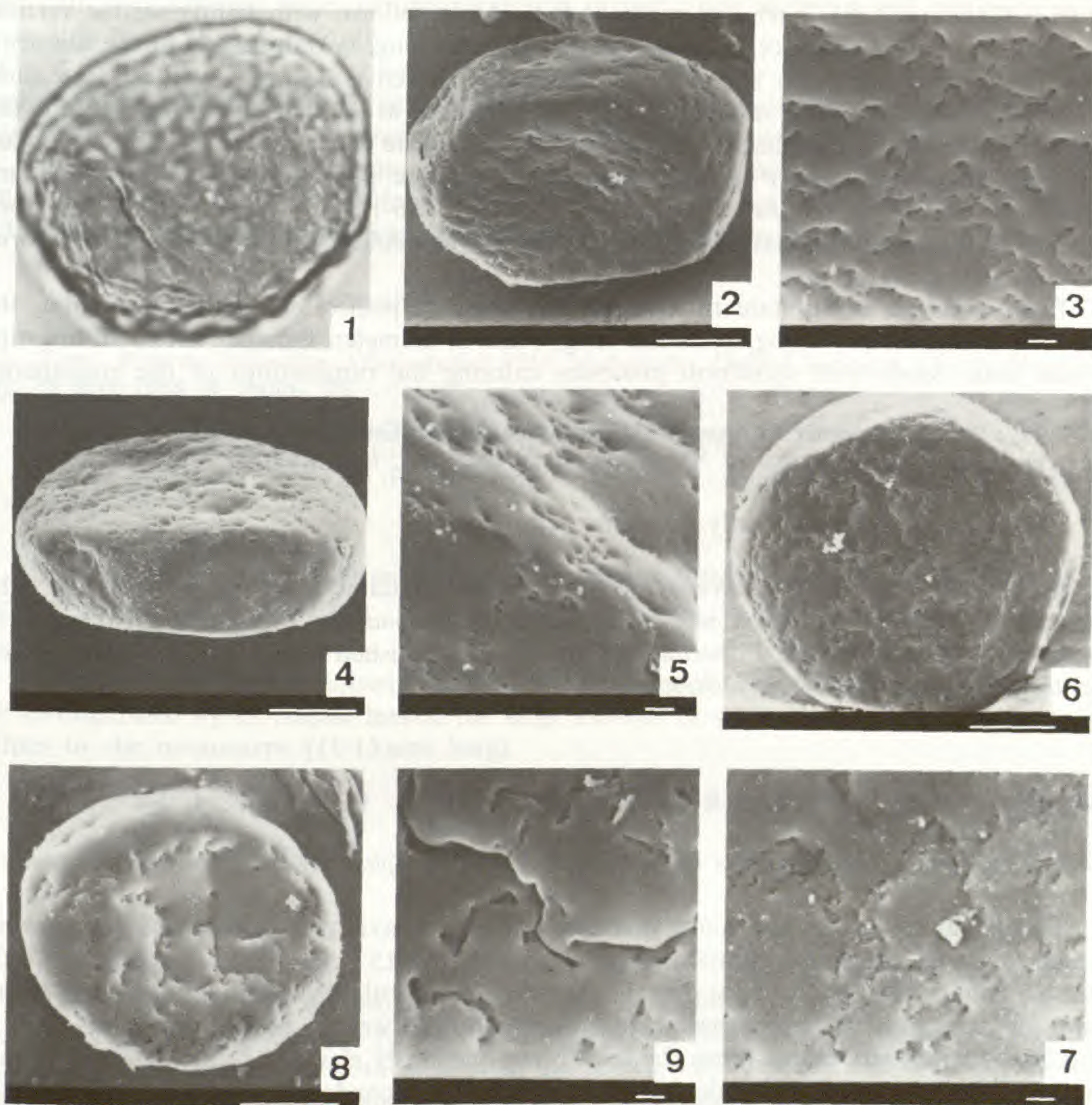


Fig. 4. — **Polyalthia multistamina** : **1**, an optical plane of an inaperturate pollen grain in LM, showing the different thicknesses of the exine at the two poles (× 1000); **2**, pollen grain (SEM) with an inclination of the plate at 60° showing the areolate-perforate face; **3**, detail of areolate-perforate tectum; **4**, same grain, with an inclination of the plate at 0°; **5**, detail of the surface showing the transition between the two types of ornamentation; **6**, same grain, with a rotation of the plate of 180° showing the scabrous and perforate face; **7**, detail of the scabrous, perforate tectum. — **Polyalthia keraudrenii** (SEM) : **8**, inaperturate pollen grain; **9**, detail of the areolate-perforate surface. Scale bar : 2, 4, 6, 8 = 10 μm; 3, 5, 7, 9 = 1 μm.

ovate, 8 mm long and broad, the apex acute to obtuse, reflexed at anthesis, the base concave, the inner and outer surfaces glabrous. Petals elliptic, 27 mm long, 16 mm broad, the apex acute to obtuse, the base acute and abruptly bent inward at a 90 degree to form a cavity, dark wine red (*fide* CAPURON), the inner and outer surfaces tomentellous, with faintly visible vertical striations on the inner surface. Stamens ca. 200, 2.3 mm long, 0.2 mm broad at the filament, which is 0.3 mm long, 1 mm broad at the connective, which is 0.2 mm thick, truncate, and minutely tuberculate; pollen subspherical, slightly flattened at the two poles, inaperturate, the exine very thin, non-columellar, the tectum areolate-perforate with very flat areoles, the pollen resembling greatly that of *P. multistamina* in its areolate part. Carpels 35-60, the ovary prismatic, 1.4-1.6 mm long, the style/stigma elongated to 1.6-1.8 mm long, prismatic, the apex (stigmatic surface) somewhat clavate, papillate; ovule solitary, appearing basal. Torus shallowly convex, glabrous.

Fruit a cluster of stipitate monocarps, the peduncle/pedicel elongating to 35 mm, the monocarps ellipsoid to oblong, 16-18 mm long, 9 mm in diameter, the apex rounded, the stipe 6-8 mm long. Seeds with spiniform processes entering the ruminations of the endosperm.

TYPE : *Service Forestier (Capuron) 22117*, Madagascar : Est, forêt sublittorale, sur sables, à Tampolo, au nord de Fénérive, 25 Nov 1962, fl., fr. (holo-, P; iso-, K, MO, P, TEF).

DISTRIBUTION : Known only from the type locality.

The species epithet "*keraudrenii*" honors the late Madame KERAUDREN-AYMONIN, who significantly advanced our knowledge of the Malagasy *Annonaceae*. From *P. multistamina*, the species most closely related, *P. keraudrenii* can be distinguished by its larger, oblong leaves, and by shorter stipes to the monocarps.

Polyalthia multistamina Schatz & Le Thomas, *sp. nov.* — Fig. 2, *1-7*; 4, *1-7*.

P. keraudrenii *affinis, sed foliis ellipticis, monocarpiorum stipite longiore et staminibus plurimis.*

Shrub 4 m tall to tree, the young branches glabrous. Leaves membranaceous to somewhat chartaceous and coriaceous, elliptic to slightly obovate, 7.8-15.4 cm long, 3.1-6.7 cm broad, the apex acuminate, the base acute to obtuse, the petiole canaliculate, 4-5 mm long, the upper and lower surfaces glabrous, the venation camptodromous to weakly brochidodromous with 9-13 pairs of major secondary veins, the midrib conspicuously elevated below, flattened above and becoming increasingly broader toward the base, the secondary venation slightly elevated above and below, as is the tertiary venation but somewhat less so.

Inflorescence axillary, the flowers solitary, the peduncle 3-4 mm long, glabrous, the pedicel 18-26 mm long, glabrous, bearing one to several minute bracteoles toward the base. Sepals fused at their base, triangular, 6-7 mm long and broad, the apex acute, the base truncate, glabrous. Petals subequal, elliptic, 28 mm long, 14 mm broad, the apex acute to obtuse, the base acute, the base of the outer petals narrowed to a very short claw, the base of the inner petals abruptly bent inward at a 90 degree angle to form a cavity, the margin of the inner petals slightly recurved, the inner and outer surfaces finely puberulous, with faint vertical

striations visible on the inner surface. Stamens ca. 250, 3 mm long, the filament 0.2 mm long, the thecae 2 mm long, and the connective vertically thickened to 0.8 mm, somewhat pyramidal, papillate, the pollen subspherical, slightly flattened at the two poles, apparently inaperturate but with two differing zones of ornamentation present : one scabrous and perforate with a very thin exine (Fig. 4, *6-7*), the other very flat areolate and perforate with a thicker exine (Fig. 4, *2-3*), the exine non-columellar. Carpels ca. 70, the ovary prismatic, 1.3 mm long, pubescent, the stigma vertically elongated into a style/stigma, prismatic, 1.3 mm long, sparsely tomentellous along the sides, densely strigose at the apex, the ovule solitary, appearing basal.

Fruit a cluster of stipitate monocarps, the peduncle/pedicel elongating to 20-30 mm long, the monocarps ellipsoid, 14 mm long, 6 mm in diameter, the apex short apiculate, the stipe 11-15 mm long. Seeds with spiniform processes entering the ruminations of the endosperm.

VERNACULAR NAME : "Hazoambo"

TYPE : *Réserves Naturelles (Silasy André) 9764*, Madagascar, District Sambava, Canton Maroambihy, 13 Sept 1958, fl. (holo-, P).

ADDITIONAL MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : District Sambava, Canton Maroambihy, n.d., fl., *Réserves Naturelles (Sajy) 9583* (P) ; Montagne de Ambohimarangitra, vers 450 m, 31 Dec. 1948, fr., *Cours 3171* (K, MO, P, U).

DISTRIBUTION : Known from the northeastern wet forests southwest of Sambava in the drainage of the Lokoho River.

From the species most closely related, *P. decora* and *P. keraudrenii, P. multistamina* can be distinguished by its elliptic leaves, the large number of stamens (ca. 250), and the longer stipes to the monocarps (11-15 mm long).

GROUP E

The newly described *P. pendula* below is not referrable to any of the informal groups outlined above. Along with the glaucous underside of the leaves, the very slender pedicel, the extremely small sepals relative to the petals, the oblong-elliptic petals with a length to width ratio of 3 : 1, and a globose, sparsely papillate stigma with a shallow medial crease set *P. pendula* well apart from the rest of Malagasy *Polyalthia*, and render its affinities uncertain. Palynologically, *P. pendula* most closely resembles *P. decora*, which suggests a possible relationship to species of Group D.

Polyalthia pendula Capuron ex Schatz & Le Thomas, *sp. nov.* — Fig. 1, *16-22*; 5, *1-3, 7.*

Species foliorum pagina inferiore glauca, sepalis minutissimis, pedicello longo, gracile penduloque insigna.

Shrub (climbing? *fide* Capuron), the young branches slender, glabrous, finely lenticellate. Leaves chartaceous and somewhat coriaceous, narrowly elliptic to narrowly ovate, occasionally slightly falciform, 2.6-8.6 cm long, 0.9-3.3 cm broad, the apex acute to acuminate, the base cuneate to attenuate and somewhat asymmetric, the petiole slender, 4-7 mm long, the margin involute, the upper surface glabrous, the lower surface somewhat glaucous, the venation weakly brochidodromous to camptodromous with 5-8 pairs of major secondary veins, the midrib distinctly elevated below, the secondary and tertiary venation slightly elevated above and below.

Inflorescences axillary or borne on slightly larger branches just behind the leaves in the axils of fallen leaves, the flowers solitary or rarely geminate, pendulous. Peduncle 1-2 mm long; pedicel very slender, thickening slightly towards the apex, 18-48 mm long, glabrous, bearing a minute bracteole at the base. Sepals transversely broadly triangular, 1.2 mm long, 1.6 mm broad, the apex acute, the base truncate, the inner and outer surfaces glabrous, the margin very sparsely ciliate. Petals equal, narrowly oblong-elliptic, 15 mm long, 5 mm broad, the apex obtuse to rounded, the base obtuse and abruptly bent inward at a 90 degree angle forming a cavity, the inner and outer surfaces glabrous, with faintly visible vertical striations on the inner surface. Stamens ca. 40, 1.2 mm long, 0.3 mm broad at the base of the short filament, 1 mm broad at the truncate, slightly thickened connective which is minutely tuberculate; pollen heteropolar, slightly conical, inaperturate, the tectum strongly areolate and perforate (Fig. 5, *7*), the intine slightly thickened with the planar face probably distal, the pollen very similar to that of *P. decora.* Carpels to 10, the ovary prismatic, 1.2 mm long, pubescent, the stigma globose, 0.4 mm in diameter, with a shallow medial crease, papillate; the ovule solitary, appearing basal. Torus shallowly convex, glabrous.

Fruit a cluster of 1-8 stipitate monocarps, the monocarps ellipsoid, 8 mm long, 6 mm in diameter, glabrous, smooth, the apex very slightly apiculate, the stipe slender, 5-8 mm long. Seeds with spiniform processes entering the ruminations of the endosperm.

Type : *Service Forestier (Capuron) 20530*, Madagascar : Sud-Est, Vinanibe, près de Fort Dauphin (sur sables), 10 Dec 1961, fl., fr. (holo-, P; iso-, K, MO, P, TAN).

Distribution : Known only from the type locality.

Additional material of *Polyalthia* from Madagascar has made possible the recognition of five new species, and the grouping of species into informal " species groups " based upon macromorphological characters. Examination of pollen of the new taxa, as well as previously recognized taxa, reveals pollen types distinct from the monosulcate type formerly described for Malagasy *Polyalthia* (Le Thomas, 1980/81; Rogstad & Le Thomas, 1989), and corroborates the delineation of " species groups ". At least three different clades can be identified within Malagasy *Polyalthia* : the first, represented by species of Group A, is characterized by domatia on the lamina underside, and ellipsoidal, inaperturate pollen with a non-columellar exine; the

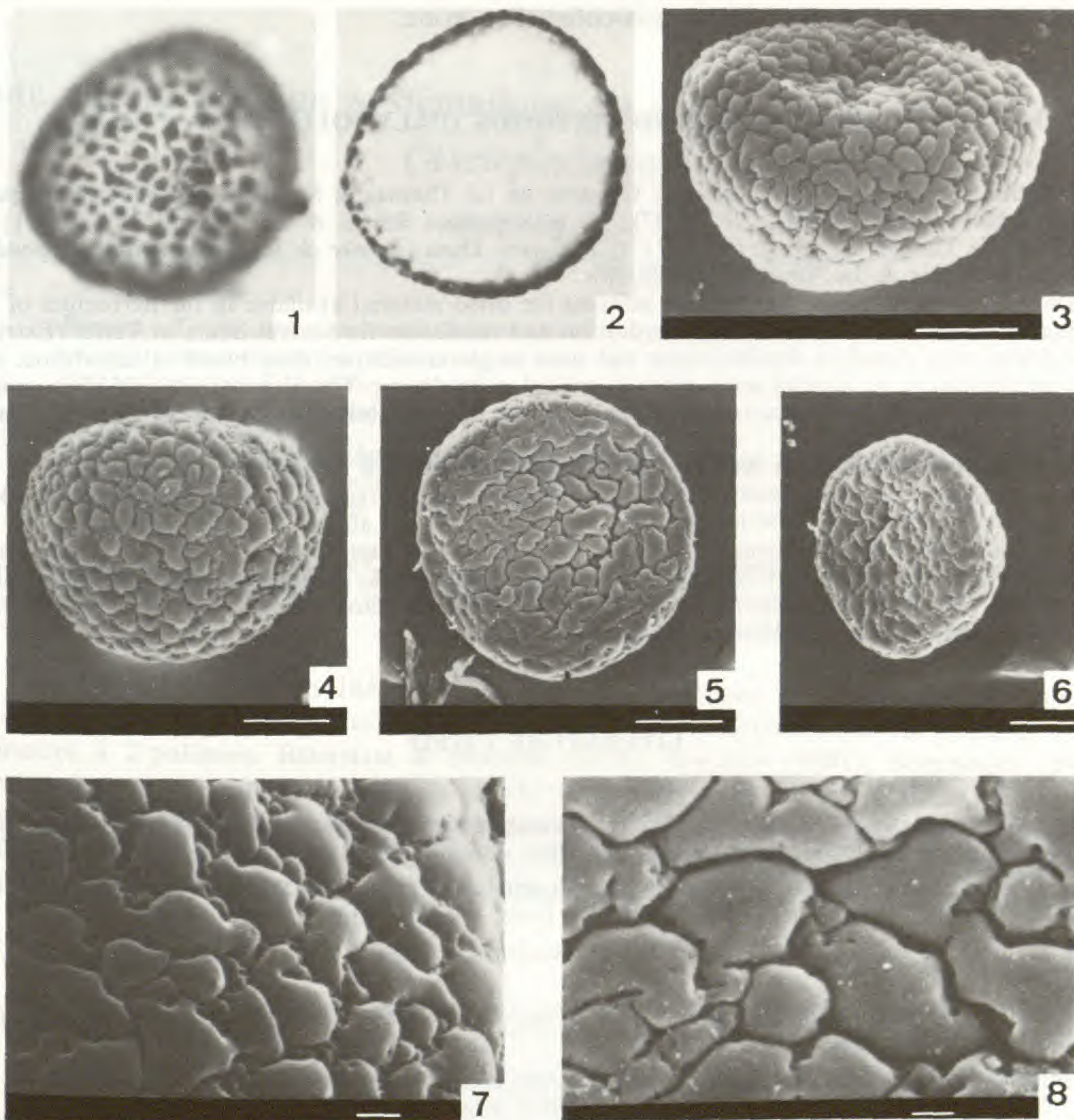


Fig. 5. — **Polyalthia pendula** : **1-2**, surface view and optical plane of an inaperturate grain in LM (× 1000); **3**, inaperturate, slightly conical pollen grain in profile view (SEM); **7**, same grain, detail of the coarsely areolate-perforate tectum. — **Polyalthia decora** (SEM) : **4**, inaperturate, slightly conical pollen grain in profile view; **5**, same grain, view of the flat (distal?) face; **6**, same grain, three-quarter view; **8**, detail of the tectum showing very coarse areoles, and rare perforations. Scale bar : 3, 4, 5, 6 = 10 μm; 7, 8 = 1 μm.

second, represented by species of Group B and C, is characterized by monosulcate, boat-shaped pollen with a well-developed columellar exine; and the third, represented by species of Group D and E, is characterized by subspherical and slightly flattened at the poles, to slightly conical, inaperturate pollen with a non-columellar exine.

MATERIAL AND METHODS (PALYNOLOGY)

MATERIAL STUDIED : *P. sambiranensis* Capuron ex Le Thomas & Schatz (*SF 24836*); *P. angusti-elliptica* Schatz & Le Thomas (*SF 18237*); *P. multistamina* Schatz & Le Thomas (*RN 9583*); *P. keraudrenii* Le Thomas & Schatz (*SF 22117*); *P. decora* Diels (*Perrier de la Bâthie 4974*); *P. pendula* Capuron ex Schatz & Le Thomas (*SF 20530*).

The palynological study was realized utilizing the dried material available in the herbarium of the National Muséum in Paris. Following rehydration and reinflation for several hours in Tetral (Extran), pollen grains were rinsed in distilled water and fixed in glutaraldehyde, then rinsed in cacodylate, and finally dehydrated in an alcohol series prior to critical point drying. The observations and photographs were made by the scanning electron microscope service of the CNRS, University of Paris VI, Paris.

ACKNOWLEDGEMENTS : We wish to thank the Government of Madagascar and particularly the Ministry of Higher Education and the Ministry of Waters and Forests for the opportunity to work in Madagascar; Pr. Ph. MORAT for his gracious hospitality at the Laboratoire de Phanérogamie of the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris; D. LOBREAU-CALLEN (CNRS) for helpful comments on palynology; M[me] GUILLAUMIN (CNRS) for her assistance with SEM; and F. THEUREAU for the excellent illustrations. This work was supported in part by EPHE, the W. Alton Jones Foundation, the National Geographic Society, and the Missouri Botanical Garden.

LITERATURE CITED

CAVACO, A. & KERAUDEN, M., 1957. — Notes systématiques et biogéographiques sur les Annonacées de Madagascar et des Comores. *Bull. Jard. Bot. Etat* 27 : 59-93.

CAVACO, A. & KERAUDEN, M., 1958. — *In* : HUMBERT, H., *Flore de Madagascar et des Comores*, 78[e] Famille, Annonacées : 1-109; pl. 1-24. Paris, Firmin-Didot et C[ie].

DIELS, L., 1925. — Revisio Anonacearum madagascariensium. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 9 : 334-357.

LE THOMAS, A., 1969. — *In* : AUBRÉVILLE, A., *Flore du Gabon* 16 : 1-371. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.

LE THOMAS, A., 1980/81. — Ultrastructural characters of the pollen grains of African *Annonaceae* and their significance for the phylogeny of primitive Angiosperms. *Pollen et Spores* 22 : 267-342; 23 : 5-36.

ROGSTAD, S. & LE THOMAS, A., 1989. — Pollen characters of the *Polyalthia hypoleuca* complex (*Annonaceae*) : their significance in establishing monophyly and candidate outgroups. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., 11, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 257-278.

VERDCOURT, B., 1969. — The status of the genus *Polyalthia* Blume (*Annonaceae*) in Africa. *Adansonia*, ser. 2, 9 : 87-94.

VOLLESEN, K., 1980. — Notes on *Annonaceae* from Tanzania. *Bot. Not.* 133 : 53-62.

WAHA, M. & HESSE, M., 1988. — Aperture types within *Sapranthus* and *Polyalthia* (*Annonaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 161 : 135-146.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 131-138.

Note sur la position systématique du genre *Trichosandra* Decne. (*Asclepiadaceae*)

F. Friedmann

Résumé : *Trichosandra borbonica* Decne., classé jusqu'à présent parmi les *Marsdenieae*, possède en réalité des anthères à 4 pollinies et doit donc être reclassé dans les *Secamoneae*. Deux espèces confondues avec *T. borbonica* et restées méconnues sont décrites dans le genre *Secamone* : *S. dilapidans* et *S. rodriguesiana*.

Summary : The genus *Trichosandra* Decne., previously included in *Marsdenieae*, must be placed in *Secamoneae*, having 4 pollinia in each anther. Among the specimens mixed with *T. borbonica*, two other species are here described under *Secamone* : *S. dilapidans* and *S. rodriguesiana*.

Francis Friedmann, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Décrit par Decaisne en 1844, *Trichosandra* est classé par lui avec les « *Asclepiadeae verae* » dans les *Marsdenieae* c'est-à-dire avec des genres caractérisés par les anthères et les pollinaires à 2 pollinies. Bentham & Hooker (1876), Baillon (1891), Schumann (1897) maintiennent ce classement et Marais (1985) ne le remet pas en question.

Cependant, l'examen des fleurs montre que, d'une part, *Trichosandra* doit être classé dans les *Secamoneae* car les anthères renferment 4 pollinies et que, d'autre part, 3 espèces distinctes ont été confondues sous *T. borbonica*. La présence de 4 pollinies par anthère peut être vérifiée chez les 3 espèces.

1. **Trichosandra borbonica** Decne., *sensu stricto*. — Fig. 1, 3, *10*.

L'examen des syntypes de l'espèce, *Thouars s.n.* (P) et *Lépervenche-Mézières s.n.* (G-DC, microfiche), montre qu'aucun mélange n'a été fait par Decaisne lui-même ; les 2 spécimens représentent bien la même espèce. Sa description du genre, par contre, est cependant partiellement inexacte et trop succincte ce qui a permis les confusions ultérieures.

Les principaux caractères floraux sont :

— La corolle charnue à 5 lobes épais, valvaires jusqu'au sommet, avec, à la face interne 2 bourrelets convergents et dont le tube porte à l'intérieur une fine pilosité (Fig. 1, *3*, *4*).

— La couronne représentée par une structure particulière, 2 crêtes formant un triangle et délimitant un creux.

— Les anthères terminées par un lobe membraneux portant sur sa marge de longs cils rayonnants. Chaque loge d'une anthère renferme 2 pollinies.

Lors de la dissection d'une fleur, les pollinaires se désarticulent le plus souvent et ne conservent que 2 pollinies (provenant chacune de 2 anthères adjacentes) collées au rétinacle. Ce n'est qu'avec beaucoup de précautions que des pollinaires à 4 pollinies peuvent être isolés (Fig. 1, *8*).

Se pose alors la question des affinités de *Trichosandra* parmi les *Secamoneae*. *Genianthus* Hook. f. (1883) possède une corolle presque valvaire, les lobes se couvrant très légèrement par leur marge gauche. Mais les lobes ne sont pas aussi charnus et la présence d'une couronne bien développée interdit tout rapprochement direct avec *Trichosandra*. Il existe également à Madagascar des *Secamoneae* à corolle valvaire à lobes assez épais et charnus (*Decary 17894*, « Forêt de Sandrangato », spécimen encore indéterminé). Cette plante a aussi une couronne très développée, les lobes dorsaux des étamines dépassant le sommet des anthères. Une structure analogue à celle de *Trichosandra* existerait chez *Secamone astephana* Choux, mais d'après la description, la corolle est contortée.

En dehors des *Secamoneae* on trouve des structures coronaires approximativement de ce type chez *Marsdenia truncata* Jum. & H. Perrier (*Descoings 1920*) et chez *Pleurostelma cernuum* (Decne.) Bull. Les affinités sont dans ces cas plus lointaines.

Dans l'état actuel des connaissanses de l'ensemble des *Secamoneae* (que Baillon et Schumann ont regroupées en totalité dans le genre *Secamone*) il est préférable de conserver à *Trichosandra* son statut de genre autonome monospécifique. Il est cependant nécessaire d'amender sa description.

TRICHOSANDRA Decne.

Calice à 5 sépales coriaces à préfloraison quinconciale. Corolle sub-campanulée dépassant peu le calice, à 5 lobes dressés, *charnus, valvaires, à gorge et tube courtement pileux*. Couronne staminale non développée mais *réduite à 5 petites dépressions triangulaires*. Gynostège presque égal au tube de la corolle. Anthères terminées par une membrane blanche à marge pileuse-dilacérée. *Pollinies 4 dans chaque anthère*, dressées, ovales-oblongues, fixées à la base. Stigmate sub-hémisphérique. Follicules lisses, lignifiés. Graines à touffe de soies.

Genre de la tribu des Secamoneae

Espèce unique : *T. borbonica* Decne.

Je n'ai vu que des échantillons réunionnais de cette espèce. Elle semble avoir toujours été rare. Il est intéressant de noter qu'un des syntypes a été récolté vers 1830 par Mézières-Lépervenche qui semble s'être fait une spécialité des espèces très rares de l'île Bourbon. (Il est aussi le seul à avoir découvert, à l'époque, *Pisonia lanceolata* Poir., une espèce si rare que l'on a

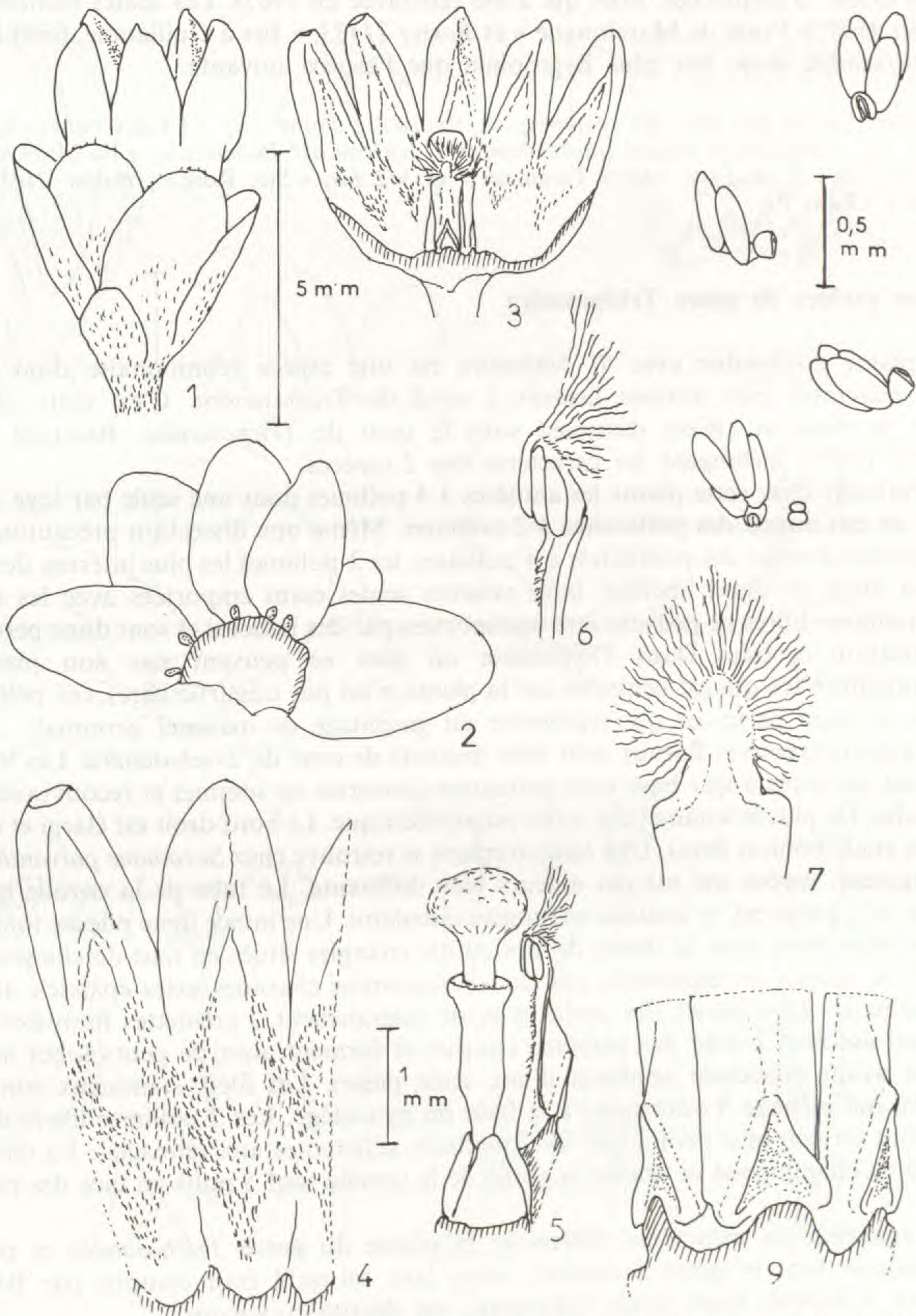


Fig. 1. — **Trichosandra borbonica** : **1**, fleur en début d'anthèse (un peu aplatie en herbier); **2**, calice étalé; **3**, corolle étalée; **4**, fragment de corolle montrant la pilosité à l'intérieur du tube; **5**, pistil et 1 étamine isolés; **6**, sommet d'une étamine en vue latérale, montrant les 2 pollinies dans une des 2 loges de l'anthère; **7**, sommet d'anthère en vue externe: **8**, pollinaires à 4 pollinies vus sous divers angles; **9**, base de la corolle staminale montrant la structure coronaire. (6 à 9 même grossissement). *Potier s.n.*, P.

cru à une erreur d'étiquetage, mais qui a été retrouvée en 1983). Les seules récoltes récentes sont *Cadet 3583*, « Forêt de Marelongue » et *Bosser 21433*, « Ilet à Guillaume, forêt humide ». La plante semble donc être plus hygrophile que l'espèce suivante.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ (en plus des syntypes). — RÉUNION : *Potier s.n.*, « Chalet Potier, St. Pierre »; *Delteil s.n., s.l.* — Spécimens stériles (probablement *T. borbonica*) : *Bernier s.n.*, « La Mare à Martin »; *Frappier s.n., s.l.*; *G. de l'Isle 542*, « Tacamaca » et *542 bis*, « Ste. Rose »; *Bosser 21433*, « Ilet à Guillaume ». (Tous P).

2. **Espèces exclues du genre Trichosandra**

La plante confondue avec *T. borbonica* est une espèce réunionnaise dont l'appareil végétatif ressemble par certains aspects à celui de *Trichosandra*. C'est cette plante que BENTHAM & HOOKER (1876) décrivent sous le nom de *Trichosandra*. BAILLON (1891) et SCHUMANN (1897) mélangent les caractères des 2 espèces.

On retrouve chez cette plante les anthères à 4 pollinies dont une seule par loge adhère au rétinacle, ce qui donne des pollinaires à 2 pollinies. Même une dissection précautionneuse ne m'a pas permis d'isoler des pollinaires à 4 pollinies, les 2 pollinies les plus internes des anthères restant en place ou étant libérées, les 2 externes seules étant emportées avec les rétinacles.

Ces pollinies libres ne peuvent être transportées par des insectes et sont donc perdues pour la pollinisation croisée. Dans l'hypothèse où elles ne peuvent pas non plus assurer l'autofécondation (ce qui est probable car la plante n'est pas très fructifère), ces pollinies sont produites en pure perte, ce qui représente un gaspillage de matériel germinal.

Les autres caractères floraux sont bien distincts de ceux de *Trichosandra*. Les lobes de la corolle sont valvaires à leur base mais nettement contortés au sommet et recouvrants par leur bord gauche. De plus le sommet des lobes est asymétrique. Le bord droit est élargi et courbé en dedans au stade bouton floral. Une telle structure se retrouve chez *Secamone polyantha* Choux, de Madagascar, espèce qui est par ailleurs bien différente. Le tube de la corolle enferme le gynostège et la gorge est $\pm$ épaissie en anneau circulaire. Une mince ligne pileuse longe la base de cet épaississement sous la forme de très courts triangles situés en face de chaque lobe. La couronne est réduite et représentée par des excroissances charnues assez épaisses, au dos des filets staminaux. Le sommet des anthères porte latéralement 2 oreillettes fimbriées qui sont étroitement accolées à celle des anthères voisines et forment ainsi de petits lobes interstaminaux (qui avant dissection semblent d'une seule pièce). Les filets staminaux sont un peu espacés, ce qui ménage 5 ouvertures à la base du gynostège. Les 2 pollinies libres de chaque anthère sont un peu plus petites que les 2 pollinies adhérentes aux rétinacles. La tête du style est élargie en champignon et obture la gorge de la corolle sauf 5 puits en face des pollinaires.

Cet ensemble de caractères différencie la plante du genre *Trichosandra* et permet un rapprochement avec le genre *Secamone, sensu lato*, tel qu'il était compris par BAILLON et SCHUMANN. L'espèce, étant restée méconnue, est décrite ci-dessous.

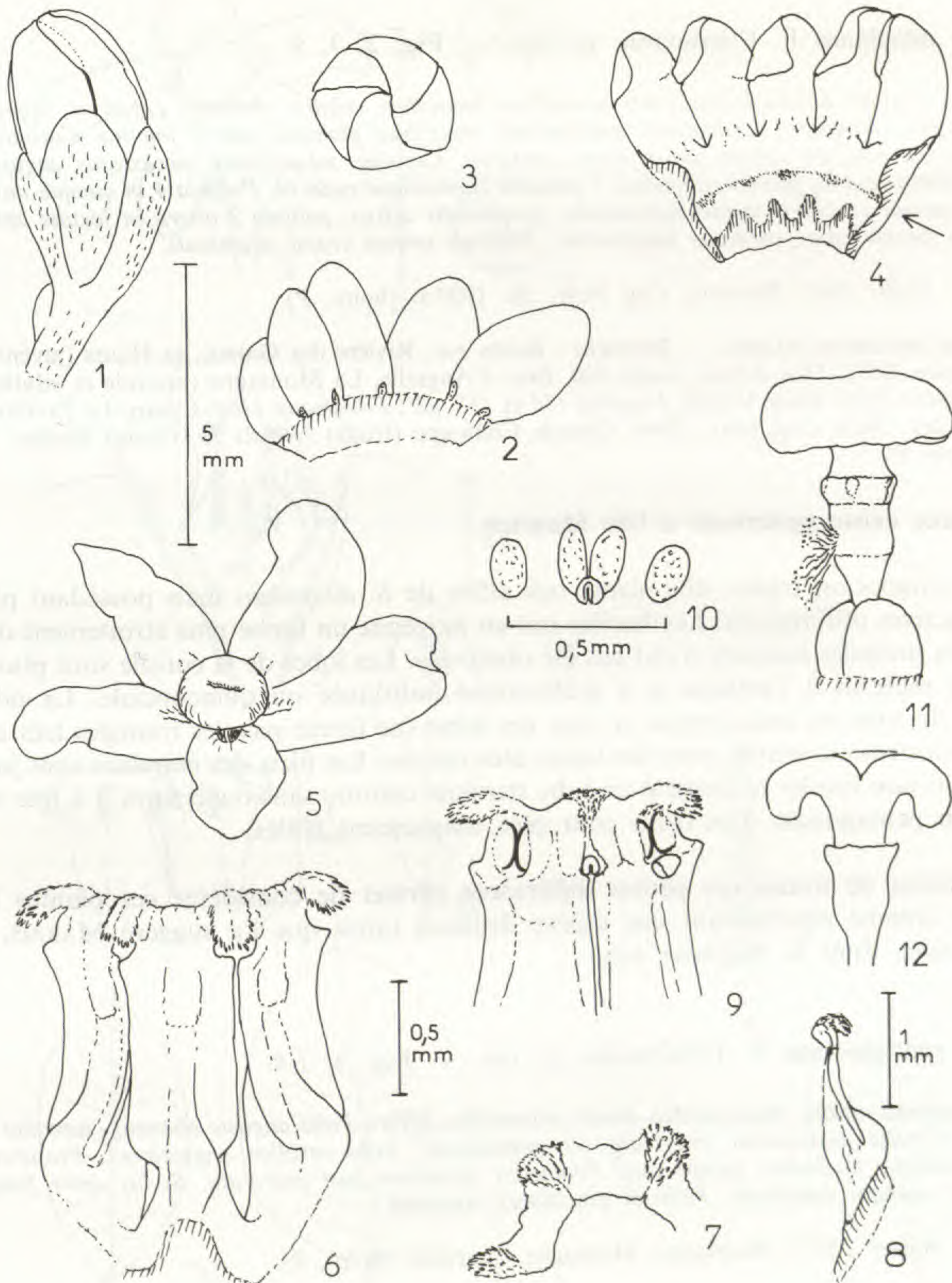


Fig. 2. — **Secamone dilapidans** : **1**, bouton floral ; **2**, calice étalé ; **3**, bouton floral vu de dessus ; **4**, bouton floral étalé, la flèche indique la pilosité ; **5**, fleur à l'anthèse vue de 3/4 ; **6**, fragment de la colonne staminale, en vue externe ; **7**, 2 anthères vues de dessus ; **8**, étamine en vue latérale ; **9**, 2 anthères en vue interne, montrant la présence de 2 pollinies par loge ; **10**, pollinaire à 2 pollinies accompagné des 2 pollinies libres ; **11**, pistil isolé (2 pollinies en train de germer sur la zone stigmatique) ; **12**, coupe longitudinale du sommet du style (même grossissement que 8). *Friedmann 2614*, P.

Secamone dilapidans F. Friedmann, *sp. nov.* — Fig. 2, 3, *9.*

Frutex volubilis heterophyllus foliis juvenilibus linearibus, adultis obovatis, coriaceis, supra nitidis. Sepala 5, apice rotundata, aestivatione quincunciali, intus basi glandulis parvis munita. Corolla carnosa lobis 5 basi valvatis, ad apicem sinistrorsum contortis. Corollae tubus fauce incrassatus angustatusque. Corona staminea parva, protuberationibus 5 gibbosis carnosisque redacta. Pollinia 4 in quaque anthera sed pollinia 2 tantum (antheris vicinis pertinentia) corpusculis affixa, pollinia 2 altera in loculis antherarum remanentia. Stylus apice carnosus fungiformis. Folliculi teretes crassi acuminati.

Type : *Cadet 4967*, Réunion, Cap Noir, alt. 1000 m (holo-, P).

Autres spécimens étudiés. — Réunion : *Boivin s.n.*, Rivière des Galets, les Hauts (juvénile); *s.n.*, Butor; *Bosser 20672*, Dos d'Ane; *Cadet 820*, Bras d'Anguille, La Montagne (juvénile et adulte); *2078*, Bras de Cilaos; *3520*, Basse Vallée; *Frappier 154* et *155, s.l.*; *Friedmann 1102*, Cilaos, Le Pavillon; *1103, ibid.* (juvénile); *2614*, Cap Noir; *2996*, Grande Chaloupe (fruits); *Rivals 79*, Grand Bassin; *82*, Dos d'Ane. (Tous P).

L'espèce existe également à l'île Maurice.

A Rodrigues on trouve une plante très affine de *S. dilapidans* mais possédant plusieurs petits caractères différentiels. Les feuilles ont en moyenne un limbe plus étroitement obovale. Des feuilles juvéniles linéaires n'ont pas été observées. Les lobes de la corolle sont plus étroits et un peu réfléchis à l'anthèse et à préfloraison imbriquée ou quinconciale. La pilosité à l'intérieur du tube est interrompue en face des lobes (ne forme pas des triangles très aplatis). Les excroissances coronaires sont des lames plus minces. Les filets des étamines sont jointifs à la base mais non soudés et forment un tube staminal continu sans ouvertures. La tête du style est un peu pentagonale. Les fruits sont plus longuement effilés.

L'addition de toutes ces petites différences permet de considérer ces plantes de l'île Rodrigues comme représentant une espèce distincte (ainsi que l'a suggéré Marais, 1985), encore inédite, dont la diagnose suit.

Secamone rodriguesiana F. Friedmann, *sp. nov.* — Fig. 3, *1-8.*

S. dilapidanti *affinis, characteribus autem sequentibus differt. Folia anguste obovata (juvenilia linearia non visa). Corolla aestivatione imbricata vel quincunciali. Lobi corollae angustiores. Protuberationes coronae stamineae lateraliter compressae. Filamenta staminum basi coarctata. Stylus apice fungiformis atque leviter quinque angulatus. Folliculi graciliores attenuati.*

Type : *Bosser 22377*, Rodrigues, Montagne Cimetière (holo-, P).

Autres spécimens étudiés. — Rodrigues : *Bosser 21947*, Cascade St. Louis; *Cadet 2436*, haute vallée de l'Anse Tamarin; *Coode 4311*, Anse Quitor; *Friedmann 508*, Cascade Pistache; *3290*, Cascade St. Louis; *Lesouef 29*, Anse Quitor. (Tous P).

L'espèce est endémique de l'île Rodrigues. Une description plus complète paraîtra dans la Flore des Mascareignes.

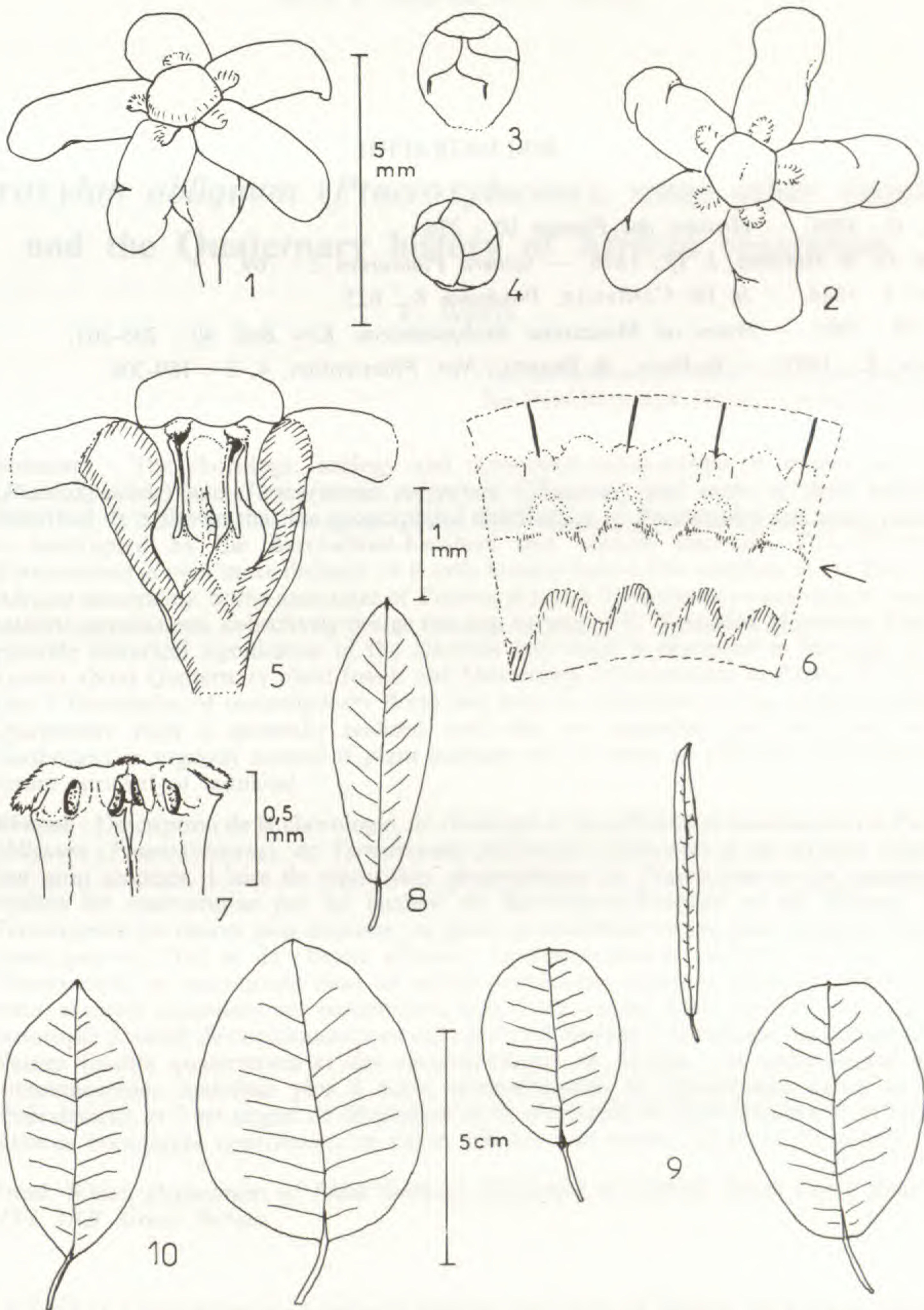


Fig. 3. — **Secamone rodriguesiana** : **1**, fleur à l'anthèse en vue de 3/4 ; **2**, *idem*, vue de face ; **3-4**, boutons floraux, imbriqué et quinconcial ; **5**, coupe longitudinale de la fleur ; **6**, fragment de corolle étalé, la flèche indique la pilosité ; **7**, 2 anthères voisines montrant les pollinies internes restées en place après extraction des pollinaires ; **8**, aspect d'une feuille. (*Bosser 22377*, P). — **Secamone dilapidans** : **9**, aspect des feuilles, au centre une feuille juvénile. (*Cadet 4967* et *Friedmann 1103*). — **Trichosandra borbonica** : **10**, aspect des feuilles. (*Potier s.n.*).

BIBLIOGRAPHIE

BAILLON, H., 1891. — *Histoire des Plantes* 10 : 276.

BENTHAM, G. & HOOKER, J. D., 1876. — *Genera Plantarum* 2 : 769.

DECAISNE, J., 1844. — *In* DE CANDOLLE, *Prodrome* 8 : 625.

MARAIS, W., 1985. — Notes on Mascarene *Asclepiadaceae*. *Kew Bull.* 40 : 205-207.

SCHUMANN, K., 1897. — *In* ENGL. & PRANTL, *Nat. Pflanzenfam.* 4, 2 : 189-306.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, no 2 : 139-185.

Ptaeroxylon obliquum (*Ptaeroxylaceae*), some other disjuncts, and the Quaternary history of African vegetation

F. WHITE

To the memory of René LETOUZEY with gratitude for friendship and shared intellectual experience.

Summary : The chorology, ecology and taxonomic relationships of *Ptaeroxylon obliquum* (*Ptaeroxylaceae*) and *Ternstroemia polypetala* (*Theaceae*) and some of their associates are described. It is shown that the geographical distribution of *Ptaeroxylon* and some other species is interrupted by the Barotseland-Kalahari and Malawi intervals. The distribution of *Ternstroemia* is even more disjunct; it is only known from a few localities in the East and West African mountains. Some associates of *Ptaeroxylon* and *Ternstroemia* occurring in small distant satellite populations, collectively bridge this gap by way of a " Southern Migratory Track ". The possible historical significance of the intervals and track is discussed in the light of what is known about Quaternary plant fossils and Quaternary environments in Africa. It is concluded that a knowledge of contemporary floras has more to contribute to our understanding of the Quaternary than is generally realized, and that an expanded and revitalized science of Geobotany is urgently needed if plant sciences are to make an effective contribution to the future survival of mankind.

Résumé : Description de la chorologie, de l'écologie et des affinités taxonomiques de *Ptaeroxylon obliquum* (*Ptaeroxylaceae*), de *Ternstroemia polypetala* (*Theaceae*) et de certains végétaux qui leur sont associés. L'aire de répartition géographique de *Ptaeroxylon* et de quelques autres espèces est interrompue par les lacunes du Barotseland-Kalahari et du Malawi. Celle de *Ternstroemia* est encore plus disjointe ; ce genre est seulement connu dans quelques localités des montagnes de l'Est et de l'Ouest africains. Quelques plantes associées à *Ptaeroxylon* et à *Ternstroemia*, se rencontrant dans de petites populations satellites éloignées, prises collectivement, assurent cependant une continuité le long d'une « piste migratoire Sud ». La signification historique possible de ces lacunes et de cette piste est discutée à la lumière des connaissances des plantes fossiles quaternaires et des environnements en Afrique. La connaissance des flores contemporaines contribue plus à notre compréhension du Quaternaire qu'on ne le pense généralement, et il est urgent de développer et de revaloriser la Géobotanique si on veut que les sciences botaniques contribuent de façon efficace à la survie future de l'humanité.

Frank White, Department of Plant Sciences, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3RB, Great Britain.

The fact that some plant and animal species and taxa of higher rank have remarkably disjunct populations, sometimes transoceanic, sometimes within continents, has been known since the early days of biology. In the middle of last century when DARWIN (1859, chapters 11 and 12) and HOOKER (e.g. 1853, 1862, 1864) wrote, explanations were controversial and have remained so ever since. Much contemporary controversy in biogeography and palaeoecology

is bedevilled by ignorance of the distribution and ecology of individual plant and animal species, especially of the former, and they, in many ways, are the more important.

Among the many outstanding achievements of the late René LETOUZEY, one of particular relevance to the history of tropical floras is his discovery and scholarly discussion of several species which show remarkable disjunctions in their geographical ranges. Some of these disjunctions are transoceanic; others are intracontinental, and one shows both kinds of discontinuity. The following examples are noteworthy :

— *Pogonophora africana* R. Let. (*Euphorbiaceae*), Gabon, the only known African species of an otherwise neotropical genus (LETOUZEY, 1969).

— *Aeginetia mpomii* R. Let. (*Orobanchaceae*), Cameroun, the only known African species; it is related to *A. pedunculata* (Roxb.) Wallich, an Asiatic species distributed from India to China and the Philippines (LETOUZEY, 1967).

— *Grevea bosseri* R. Let. (*Montiniaceae*), Massif du Chaillu, Congo-Brazzaville, the only known West African member of a small genus otherwise confined to East Africa and Madagascar (LETOUZEY, 1977*b*).

— *Ternstroemia polypetala* Melchior (*Theaceae*), which was discovered by LETOUZEY in montane forest between 2100 and 2300 m on Mt. Bamboutos, Cameroun, is otherwise only known from a few localities in Tanzania and Malawi (Fig. 1 ; LETOUZEY, 1977*a*; WHITE, 1981, 1983*b*).

The following account describes the distribution and ecology of *Ptaeroxylon obliquum* (Fig. 2), which shows disjunctions of comparable magnitude to those studied by LETOUZEY. This is followed by a consideration of the distributions and ecology of the associates of *Ptaeroxylon* and *Ternstroemia polypetala* (Figs. 1, 3-19), some of which are shared by these two species. Prompted by the facts presented here, the paper ends with some general reflections on the Quaternary history of African biotas, and the need for a more integrated science of Geobotany.

I. TAXONOMY AND RELATIONSHIPS OF *PTAEROXYLON OBLIQUUM*

Ptaeroxylon obliquum (Thunb.) Radlk.

Sber. bayer. Akad. Wiss. 20 : 165 (1890); F. WHITE & STYLES, *Ptaeroxylaceae*, Fl. S. Afr. 18 (3) : 35-37 (1986); F. WHITE, Bothalia 16 : 144 (1986).
— *Rhus obliqua* THUNB., Fl. Cap. 2 : 224 (1818).
— *Ptaeroxylon utile* ECKL. & ZEYH., Enum. 1 : 54 (1834).

Ptaeroxylon is monotypic and is confined to the African mainland. It is closely related to *Cedrelopsis* Baillon, the only other genus belonging to *Ptaeroxylaceae*, the seven or so species of which occur in Madagascar. The relationships of *Ptaeroxylon* and *Ptaeroxylaceae* are discussed by WHITE & STYLES (1986) and WHITE (1986) and in the references they cite, and also by VAN WYK (*in* DAHLGREN & VAN WYK, 1988). In common with many other widespread

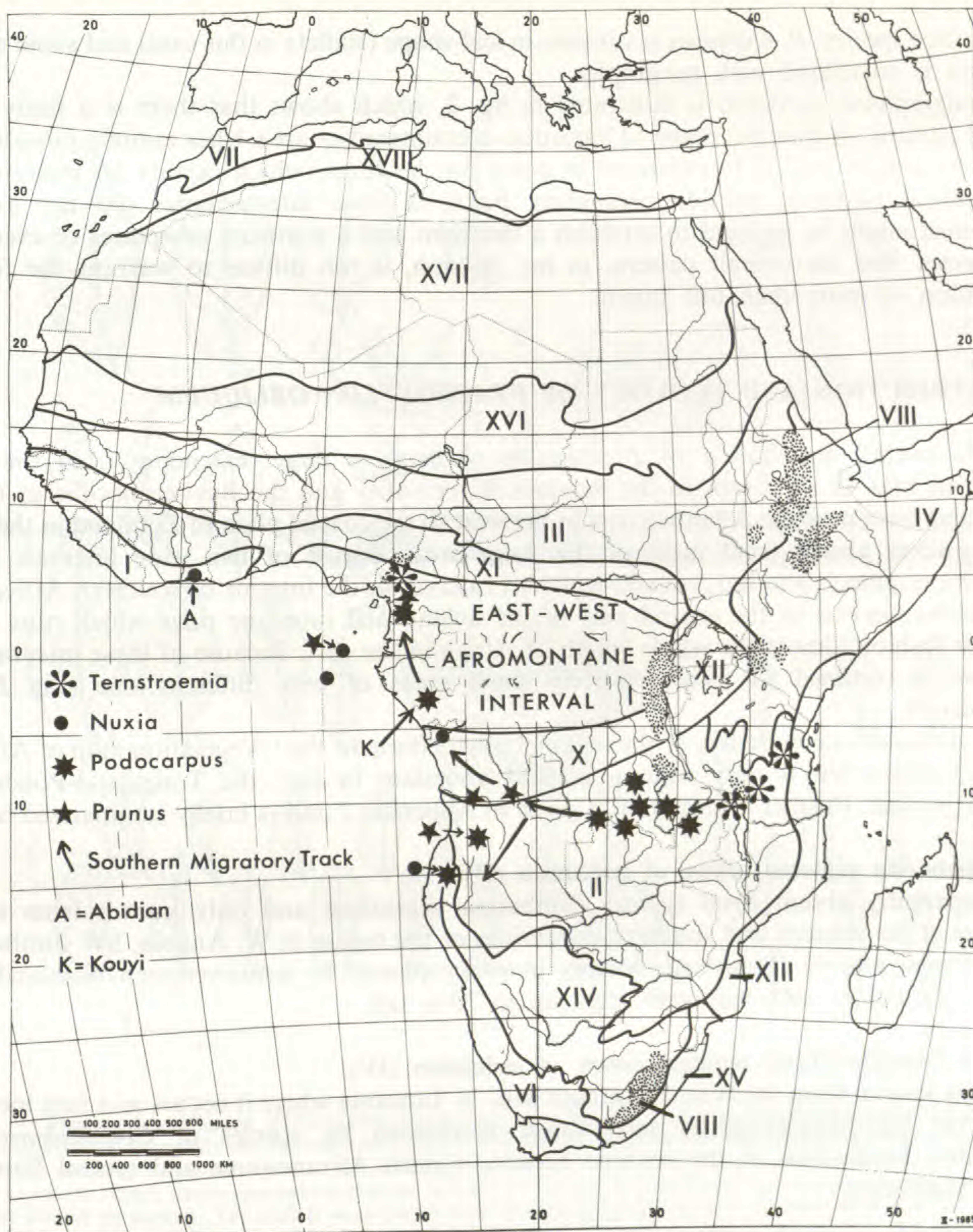


Fig. 1. — Distribution of **Ternstroemia polypetala** in the Afromontane Region (stippled) and of distant satellite populations of **Nuxia congesta, Podocarpus latifolius** and **Prunus africana** along the Southern Migratory Track in the East-West Afromontane Interval (simplified from WHITE, 1981, 1983*b*). The regional phytochoria are those of WHITE (1983*a*) : **I**, Guineo-Congolian Region ; **II**, Zambezian Region ; **III**, Sudanian Region ; **IV**, Somalia-Masai Region ; **V**, Cape Region ; **VI**, Karoo-Namib Region ; **VII**, Mediterranean Region ; **VIII**, Afromontane Region (only major massifs shown) ; **X**, Guinea-Congolia/Zambezia regional transition zone ; **XI**, Guinea-Congolia/Sudania regional transition zone ; **XII**, Lake Victoria regional mosaic ; **XIII**, Zanzibar-Inhambane regional mosaic ; **XIV**, Kalahari-Highveld regional transition zone ; **XV**, Tongaland-Pondoland regional mosaic ; **XVI**, Sahel regional transition zone ; **XVII**, Sahara regional transition zone ; **XVIII**, Mediterranean-Sahara regional transition zone.

African tree species, *P. obliquum* is variable in leaf-shape (leaflets in this case) and some of this variation is correlated with geography.

Geographical variation is illustrated in fig. 2, which shows that there is a fairly well-defined pattern, in that the range of variation encountered in area 1 lies entirely outside that shown in areas 5 and 6. Populations in areas 2-4, however, which occupy an intermediate geographical position, provide connecting links. If these intermediates did not exist a taxonomist might be inclined to establish a northern and a southern subspecies or even two full species. But the overall pattern, in my opinion, is too diffuse to warrant the formal recognition of more than one taxon.

II. DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF *PTAEROXYLON OBLIQUUM*

The overall distribution of *Ptaeroxylon obliquum* is large, extending from the East Usambara Mts. in the north to the Sundays River valley and the Bavianskloofberge in the south, and from near the Atlantic coast in the west to the coastal plain of Zululand in the east. It is however absent from most of this huge area because of two wide intervals in its distribution, namely the Barotseland-Kalahari interval in the interior of southern Africa and the Malawi interval in the central part of the upland and montane ridge which runs in an irregular fashion almost the whole length of Africa in the east. Because of these intervals, *P. obliquum* is confined to three relatively small areas of very different size (Fig. 2 and Appendix 1).

P. obliquum occurs in five of the regional phytochoria of the "Vegetation map of Africa" (White, 1983*a*) but is only widespread and abundant in one, the Tongaland-Pondoland regional mosaic. Further information is given in Appendix 2 and is briefly summarized below.

Zambezian regional centre of endemism (II).

Apparently absent from typical Zambezian vegetation and only known from a few localities at the western and southern extremities of the region in W. Angola, SW Zimbabwe, E. Botswana and N. Transvaal. Mainly in rocky places. In semi-evergreen bushland and thicket, sometimes with emergent trees up to 20 m tall.

The Somalia-Masai regional centre of endemism (IV).

Only known from the West Usambara Mts. in Tanzania where it occurs as a rare member of 9-15 m tall semi-evergreen scrub-forest dominated by species of *Commiphora* and candelabra Euphorbias in the ecotone between typical Afromontane and typical Somalia-Masai vegetation.

The Afromontane archipelago-like regional centre of endemism (VIII).

North of the Limpopo only known from relatively dry *Juniperus procera* forest in the West Usambara Mts., Tanzania. In South Africa it is widespread in montane forest on the seaward slopes of the Drakenberg and further south in the Amatola Mountains and other ranges. It is more characteristic of the drier forests and the drier habitats within the wetter forests, but it can occur in the canopy of forest 30 m or more tall where the rainfall is up to 1875 mm *per annum.*

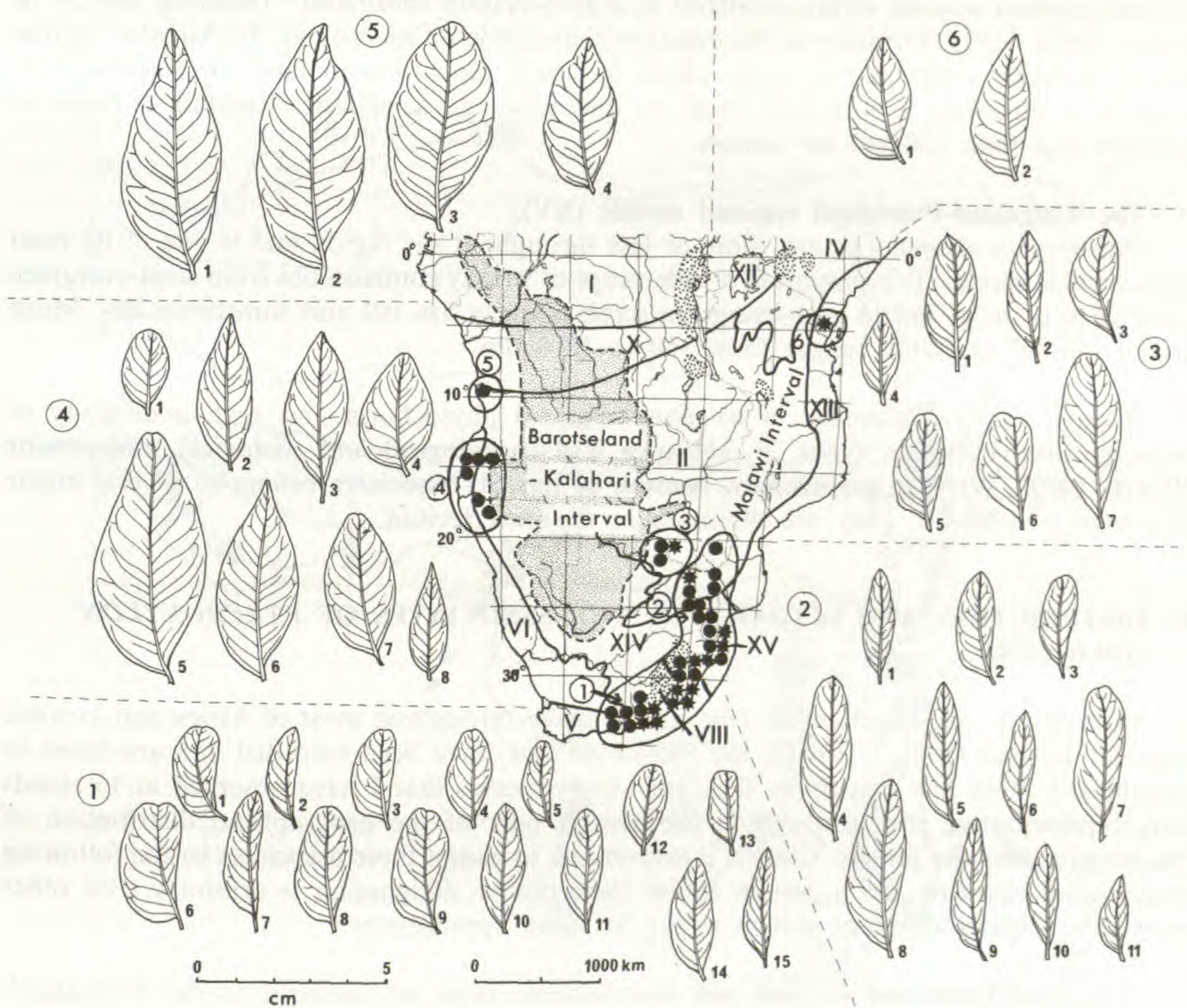


Fig. 2. — **Ptaeroxylon obliquum** : Pictorialized distribution map showing : variation in leaflet shape, the distribution of Kalahari Sand (stippled), the Barotseland-Kalahari and Malawi intervals, and the regional phytochoria of WHITE (1983*a*; for their names see legend of fig. 1). One symbol is shown for each degree square within which **Ptaeroxylon** is known to occur; circles represent herbarium specimens whereas stars indicate degree squares in which the author has studied its ecology. The leaflets were drawn from the following specimens : **1**.1. *Dyer 2024*, **1**.2. *Acocks 9693*, **1**.3. *Story 2786*, **1**.4. *Paterson 2217*, **1**.5. *Sim 2175*, **1**.6. *Sim 3856*, **1**.7. *Ecklon & Zeyher s.n.*, **1**.8. *Britten 2072*, **1**.9. *Long 706*, **1**.10. *Forest Department 5533*, **1**.11. *Cruden 79*, **1**.12. *Dyer 658*, **1**.13. *Sim 1441*, **1**.14. *Forest Department 5454*, **1**.15. *Galpin 8097*, **2**.1. *Repton 700*, **2**.2. *Barbosa 721*, **2**.3. *Gomes e Sousa 3974*, **2**.4. *Pentz 219*, **2**.5. *O.S.V. 118*, **2**.6. *Hornby 2816*, **2**.7. *Bayer 8438*, **2**.8. *Van der Schijff 511*, **2**.9. *Ward 2931*, **2**.10. *Gomes e Sousa 3693*, **2**.11. *Pole Evans s.n.*, **3**.1. *Armitage 186*, **3**.2. *Pole Evans 3237*, **3**.3. *Savory 501*, **3**.4. *Steedman 162*, **3**.5. *Sim 19224*, **3**.6. *Orpen 6/50*, **3**.7. *Pole Evans 3264*, **4**.1. *Santos & Henriques 400*, **4**.2. *Andrade 60*, **4**.3. *Santos & Henriques 420*, **4**.4. *Torre 8838*, **4**.5. *Teixeira & Santos 3864*, **4**.6. *Teixeira 490*, **4**.7. *Santos & Henriques 420*, **4**.8. *Welwitsch 1694*, **5**.1. *Gossweiler 9185*, **5**.2. *Cameira 72*, **5**.3. *Pereira 297*, **5**.4. *Welwitsch 1693*, **6**.1. & 2. *Ross 593*.

The Kalahari-Highveld regional transition zone (XIV).

Only recorded from the north-western extremity where it occurs in the "Transition from *Colophospermum mopane* scrub-woodland to Karoo-Namib shrubland" (*mapping unit 36* of WHITE, 1983*a* : 191). Virtually no information is available on its ecology. In Angola it grows among subdesert rocks and in rocky places in sparse mopane woodland. In Namibia it is found as a shrub up to 4 m high, both on limestone and sandstone. Rainfall in places is probably less than 250 mm *per annum*.

The Tongaland-Pondoland regional mosaic (XV).

Ptaeroxylon obliquum occurs more or less throughout the region and is one of its most characteristic species. It is present in a wide range of woody communities from semi-evergreen forest 20 m or more tall to semi-evergreen scrub scarcely 5 m tall and sometimes less. Mean annual rainfall probably ranges from 350 to 1300 mm.

Because of its occurrence in so many regional phytochoria and such a diversity of physiognomic vegetation types, *P. obliquum* is a chorological and ecological transgressor (WHITE, 1979 : 39). Not surprisingly, because of this, its associates belong to several major chorological elements. They are discussed in the next section.

III. DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF THE ASSOCIATES OF *PTAEROXYLON OBLIQUUM*

Collectively, the associates of *Ptaeroxylon* range throughout most of Africa and in some cases far beyond (Figs. 1-19). Of the 500 or so that have been recorded 206 are listed in Appendix 2. With few exceptions they are woody species that I have observed at 15 stands from representative sites throughout the greater part of the geographical distribution of *Ptaeroxylon*. For the present study it is convenient to assign these associates to the following chorological elements. To a certain extent their precise designation is arbitrary. For other analyses a slightly different system might be more appropriate.

Tongaland-Pondoland endemic and near-endemic taxa are confined to the Tongaland-Pondoland regional mosaic (WHITE, 1983*a* : 197), or extend only a relatively short distance into adjacent regions. They include *Buxus macowanii, Dahlgrenodendron* (monotypic, *D. natalense*), *Diospyros dichrophylla, D. inhacaensis, D. scabrida, D. villosa, Dombeya cymosa, Encephalartos altensteinii, Harpephyllum caffrum, Hippobromus pauciflorus, Protorhus longifolia, Stangeria* (monotypic, *S. paradoxa*), *Strelitzia nicolai, Umtiza* (monotypic, *U. listerana*, Fig. 4), and *Turraea obtusifolia* (Fig. 4).

Afromontane and sub-Afromontane endemic and near-endemic taxa. Afromontane taxa are limited to the archipelago-like Afromontane Region (WHITE, 1983*a* : 161); there are few species in this category. The majority of Afromontane species are near-endemics in that they are also represented elsewhere by small distant satellite populations or by local marginal intrusions into the adjacent phytochoria but the overwhelming majority of their individuals occur in Afromontane communities. Sub-Afromontane endemic and near-endemic taxa are

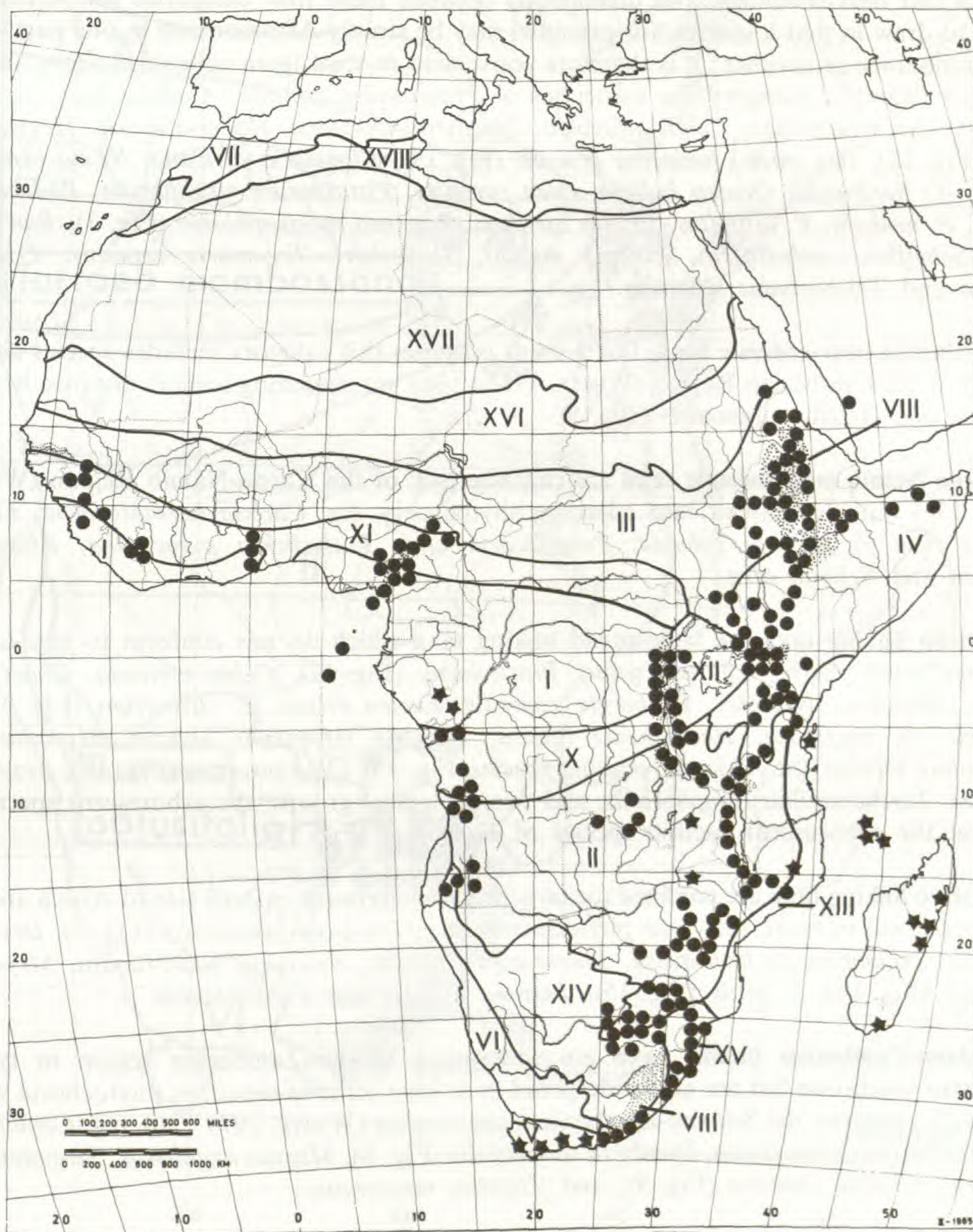


Fig. 3. — Combined geographical distributions of **Nuxia congesta** (circles, after LEEUWENBERG, 1975, simplified) and **Rapanea melanophloeos** showing only those localities outside the range of *Nuxia* (stars, after WHITE, 1984). Collectively these two species occur more or less throughout the Afromontane Region, therefore except for a few distant satellite populations all Afromontane tree species are confined to their collective area.

associated with montane vegetation but occur overall at lower altitudes than Afromontane endemics and near-endemics. The distinctions between these four categories are sometimes difficult to draw in that a species, for example, may be strictly Afromontane in one part of its sub-Afromontane in another; it is therefore convenient to treat them collectively here. In this range and collective category the associates of *Ptaeroxylon* include : *Calodendrum capense, Chrysophyllum viridifolium, Curtisia faginea, Diospyros whyteana, Halleria lucida, Heywoodia lucens* (Fig. 18), *Ilex mitis, Juniperus procera* (Fig. 19), *Kiggelaria africana, Nuxia congesta* (Fig. 3), *N. floribunda, Ocotea bullata, Olea capensis, Pittosporum viridiflorum, Podocarpus falcatus, P. henkelii, P. latifolius, Prunus africana, Rapanea melanophloeos* (Fig. 3), *Rawsonia lucida, Schefflera umbellifera, Scolopia mundii, S. zeyheri, Tecomaria capensis, Trichilia dregeana* and *Trichocladus ellipticus.*

Zambezian near-endemic taxa. For present purposes this category includes species almost confined to the Zambezian Region (WHITE, 1983*a* : 86) but extending a short distance beyond its limits, e.g. *Afzelia quanzensis* (Fig. 5).

Karoo-Namib near-endemic taxa are characteristic of the Karoo-Namib Region (WHITE, 1983*a* : 136) but also extend into adjacent phytochoria, e.g. *Carissa haematocarpa, Euclea undulata* (Fig. 6), *Grewia robusta, Portulacaria afra, Putterlickia pyracantha, Rhigozum obovatum* and *Schotia afra.*

African linking taxa are widespread linking taxa which do not conform to any of the categories listed above, e.g. the genus *Brachylaena* (Fig. 12), *Celtis africana, Chaetacme aristata, Diospyros lycioides, Ekebergia capensis, Euclea crispa, E. divinorum* (Fig. 6), *E. natalensis, E. racemosa, Heteropyxis* (genus, Fig. 16), *Maytenus undata, Myrothamnus flabellifolius, Obetia* (the African mainland species, Fig. 13), *Olea europaea* (Fig. 11), *Syzygium cordatum, Tarchonanthus camphoratus*, and two ecological groups, the arborescent species of *Aloe* and the arborescent cactoid species of *Euphorbia* (Fig. 17).

Eastern linking taxa are confined (or largely confined) to the eastern side of Africa and are well represented in more than one phytochorion, e.g. *Diospyros natalensis* (Fig. 7), *Drypetes natalensis, Inhambanella henriquesii, Macaranga capensis, Newtonia hildebrandtii, Strychnos henningsii* (Fig. 14), *S. mitis* (Fig. 15), *Turraea fischeri* and *T. floribunda.*

Sudano-Zambezian linking taxa are widespread in the Zambezian region in typical Zambezian vegetation but are also widespread in at least some of the other phytochoria which collectively comprise the Sudano-Zambezian super-region (WHITE, 1979 : 20), e.g. *Combretum molle, Dalbergia melanoxylon, Dombeya rotundifolia* (Fig. 8), *Maerua angolensis, Steganotaenia araliacea, Trichilia emetica* (Fig. 9), and *Ziziphus mucronata.*

Guineo-Congolian linking taxa are widespread in and characteristic of Guineo-Congolian vegetation (WHITE, 1983*a* : 71) but extend beyond the Guineo-Congolian transition zones into other phytochoria mainly in localized patches of relatively moist forest or in riparian forest, e.g. *Celtis gomphophylla, Croton sylvaticus, Morus mesozygia* (Fig. 10) and *Oncinotus tenuiloba.*

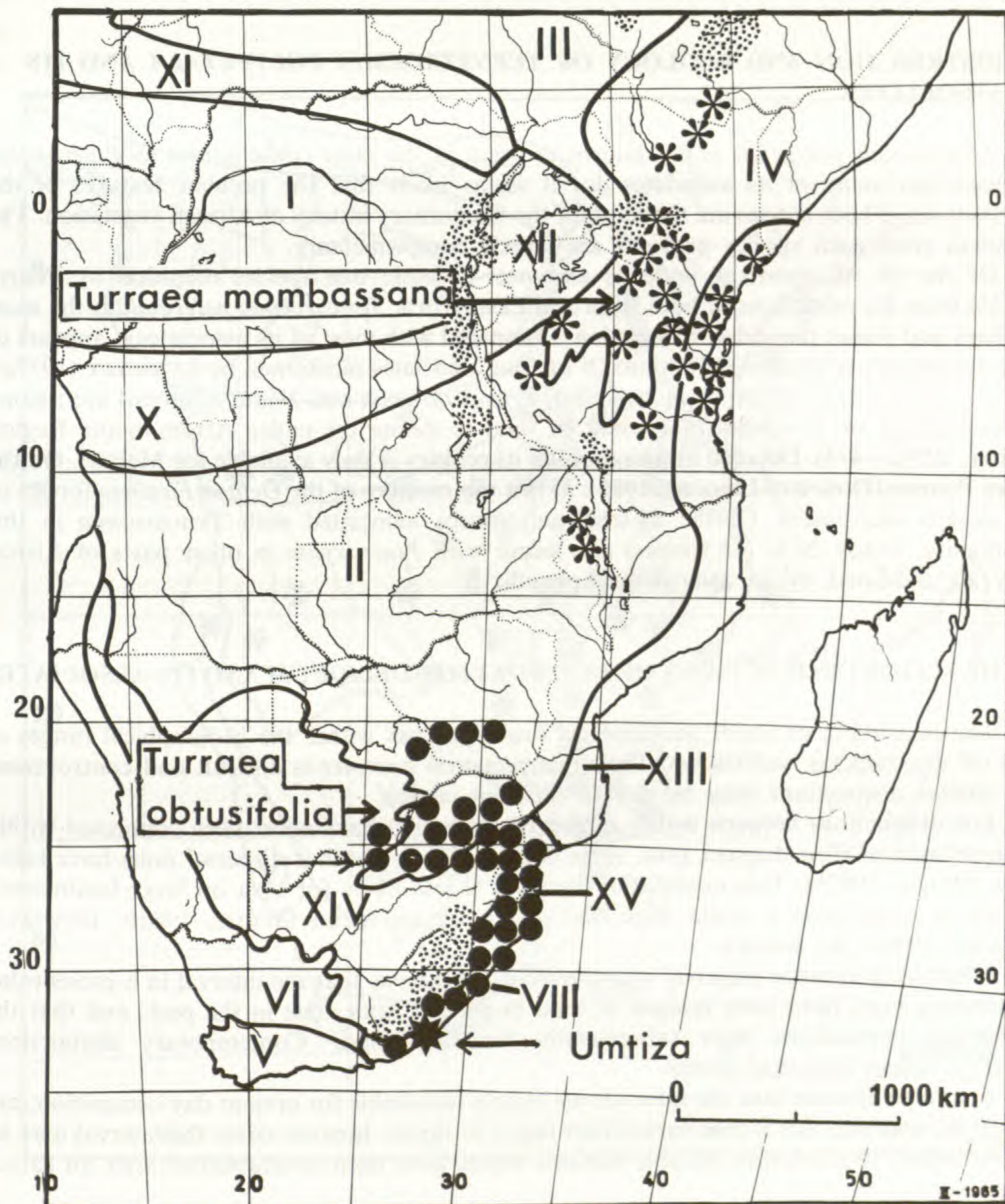


Fig. 4. — Distribution of : **Umtiza**, a monotypic (**U. listerana**) Tongaland-Pondoland endemic genus; **Turraea obtusifolia**, a Tongaland-Pondoland near-endemic species (WHITE, 1986 : fig. 3, updated); and its very closely related northern relative **T. mombassana**, an East African linking species (original). The distributions of nearly all Tongaland-Pondoland endemic and near-endemic species lie entirely within that of *T. obtusifolia*. — NOTE : the two subspecies of *T. mombassana* (STYLES & WHITE, 1989) are not shown separately.

IV. DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF *TERNSTROEMIA POLYPETALA* AND ITS ASSOCIATES

Ternstroemia polypetala is not known to occur in the same communities as *Ptaeroxylon obliquum* but many of its associates do. It seems likely that the peculiar features of the distributions of both species are the result of the Quaternary history of African vegetation. The historical clues each species provides are largely complementary.

Of the 18 Afromontane endemic and near-endemic tree species recorded by WHITE (1983*b*) from the mountains of both West and East Africa, *Ternstroemia polypetala* is the most localized and shows the widest disjunction. Compared with most of its associates it appears to have a markedly relictual distribution. Of its four associates mentioned by LETOUZEY (1977*a* : 8), three (*Podocarpus latifolius* (*milanjianus*), *Prunus africana* and *Nuxia congesta*) are among the assemblage of 12 species that could be used to define the entire Afromontane Region (WHITE, 1978*a* : 474). Detailed information on its ecology is only available for Malawi. On the Nyika Plateau (DOWSETT-LEMAIRE, 1985 : 351) it is a member of the *Ocotea-Ficalhoa* forests of the eastern escarpment. Of the 84 trees and shrubs associated with *Ternstroemia* in this community, nearly 20 % (16 species) also occur with *Ptaeroxylon* in other parts of Africa. They are indicated by an asterisk in Appendix 2.

V. THE MAJOR DISJUNCTIONS OF *PTAEROXYLON OBLIQUUM* AND ITS ASSOCIATES

The occurrence of major geographical discontinuities within the geographical ranges of taxa (of any rank) is well-known. Their interpretation however is difficult and controversial and similar disjunctions may be due to different causes.

For disjunctions between widely separated lands that have never been connected within the time span of their disjunct taxa, some degree of long-distance dispersal must have taken place (WHITE, 1983*b*). This explanation however is less likely for taxa on large landmasses, though in some cases it could have been an important factor (WHITE, 1983*b*; DOWSETT-LEMAIRE, 1988*b*, see below).

When long-distance dispersal is not involved, it follows that the interval in a present-day distribution must have been bridged at least in part at some time in the past, and that the connecting populations have subsequently become extinct. Contemporary disjunctions therefore reflect historical events.

For some disjunct taxa the intervals are clearly unsuitable for present day occupation, but the extent to which this is true varies from taxon to taxon. In some cases the interval may be due to failure to recolonize suitable habitats which have been re-established after an earlier extinction.

It is unlikely that there is a single simple historical explanation that can account for all disjunctions in the contemporary sub-Saharan African flora or even, in some cases like *Ptaeroxylon*, within a single species. The contemporary patterns are too complex for this but they are not chaotic and, despite the idiosyncracies of many taxa, some degree of underlying uniformity can be detected.

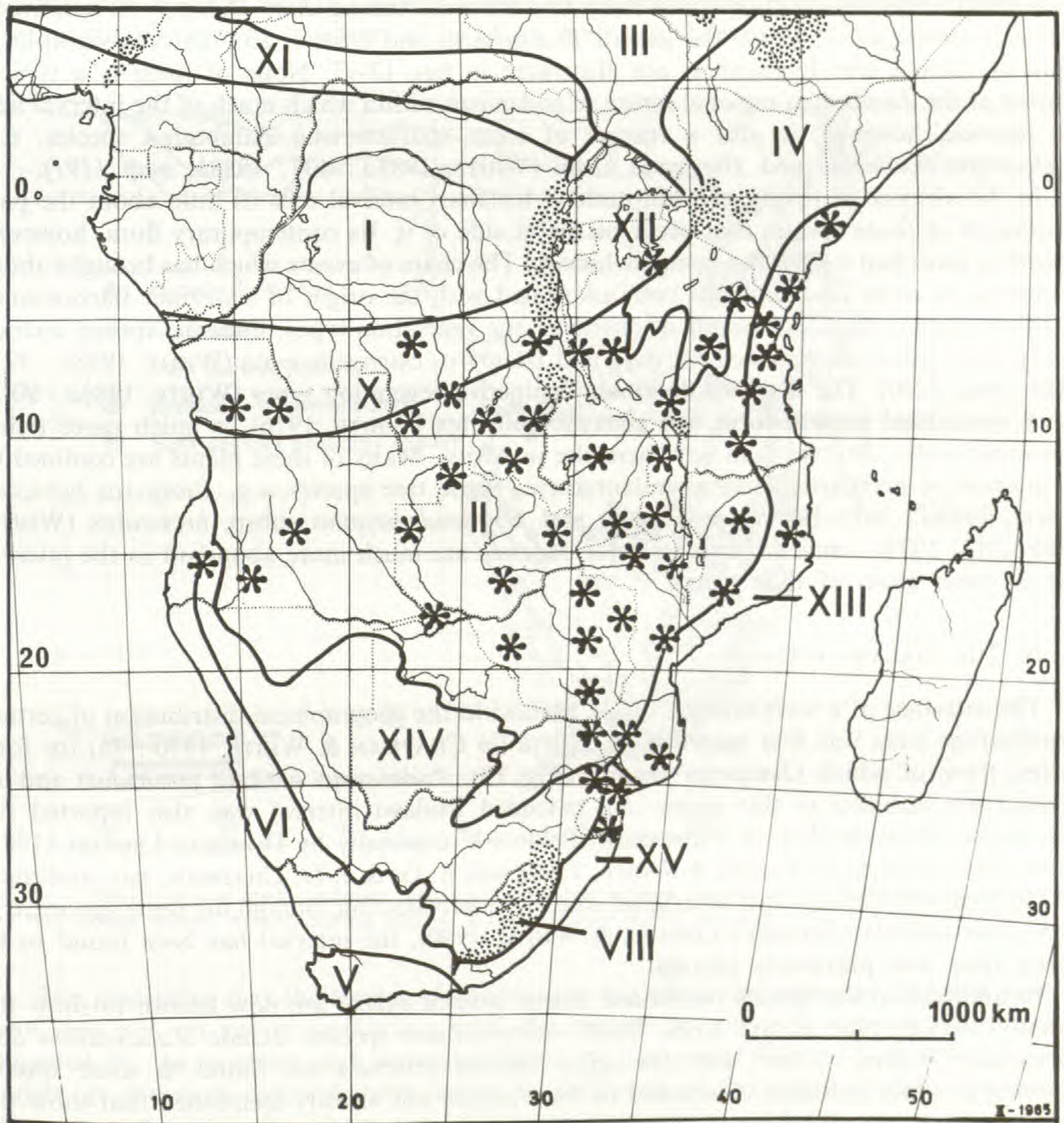


Fig. 5. — Generalized distribution of **Afzelia quanzensis**, a Zambezian near-endemic species which intrudes a short distance into the adjacent transition zones and mosaics (original).

A. The Barotseland-Kalahari interval.

Several associates of *Ptaeroxylon* show this interval. Among them *Heteropyxis natalensis, Strychnos henningsii, S. mitis*, the genera *Brachylaena* and *Obetia*, and an ecogeographical group of cactoid tree Euphorbias are illustrated in figs. 12-17. None of them is a typical member of the Zambezian regional centre of endemism within which much of the interval lies. The interval, however, is also a feature of some characteristic Zambezian species, e.g. *Brachystegia floribunda* and *Diospyros kirkii* (White, 1988*a* : 407; 1988*b*, *map 1191*).

In the absence of fossils, the Barotseland-Kalahari interval tells us little about the past distribution of those species that occur on either side of it. Its contemporary flora, however, appears to have had a long and complex history. The chain of events which has brought about an interval in some taxa has also been associated with the origin of a distinct Barotseland-Kalahari endemic flora and a suite of characteristic vegetation types. Endemic species include *Brachystegia bakerana, Baikiaea plurijuga* and *Diospyros chamaethamnus* (White, 1988*a* : 391; 1988*b* : *map 1210*). The first two dominate distinctive vegetation types (White, 1983*a* : 90 & 98). A specialized growth form, the geoxylic suffrutex (White, 1976), is much more richly represented in the interval than anywhere else in Africa. Many of these plants are confined to the interval or are particularly abundant there. Some tree species, e.g. *Diospyros batocana* (White, 1988*a* : 388; 1988*b* : *map 1209*) and *D. pseudomespilus* subsp. *brevicalyx* (White, 1978*b* : 314; 1978*c* : *map 481*), though not endemic are much more abundant in the interval than in other parts of their range.

B. The Malawi interval.

The existence of a wide interval inside Malawi in the geographical distribution of certain Afromontane trees was first recorded by White (*in* Chapman & White, 1970 : 76) for four species, three of which (*Juniperus procera* (Fig. 19), *Podocarpus henkelii* (*ensiculus*) and *P. falcatus*) are included in this paper. An extended Malawi interval was also reported for *Ptaeroxylon obliquum* (Fig. 2). Subsequent fieldwork, especially by Dowsett-Lemaire (1985, 1988*a*, 1989; Dowsett-Lemaire & White, 1990) and E. G. & J. D. Chapman, has confirmed that the Malawi interval is not an artefact due to undercollecting, though for some species, e.g. *Podocarpus henkelii* (Dowsett-Lemaire & White, 1990), the interval has been found to be shorter than was previously thought.

In addition to the species mentioned above, several others are now known to show the Malawi interval. Not all are trees. Small Afromontane species include *Zaluzianskia* and *Macowania* (White, 1978*a* : 480, for refs.). Similar intervals are found in some species occurring at lower altitudes. Associates of *Ptaeroxylon* not already mentioned that show the Malawi interval are *Brachylaena* (Fig. 12), *Heywoodia lucens* (Fig. 18) and *Obetia* (Fig. 13). This interval is also reflected in the relative poverty in species of cactoid tree Euphorbias in Malawi and adjacent countries, and in their rarity there compared with their abundance and diversity further north and south (Fig. 17). Arborescent species of *Aloe* behave in a similar way.

The relative poverty of Malawi in floristic elements that are better developed further north and further south appears to be partly due to the present-day physical environment which does

not necessarily influence all species in the same way, and partly to historical causes. In general the mountains of Malawi are lower than many of those elsewhere on the eastern side of Africa or they are smaller, or (e.g. Mt. Mulanje) more isolated. The regional climate is also more seasonal with a single long dry season during which little or no rain falls and is only partly ameliorated by periodic invasions of moist air (*chiperones*) from the Mozambique Channel.

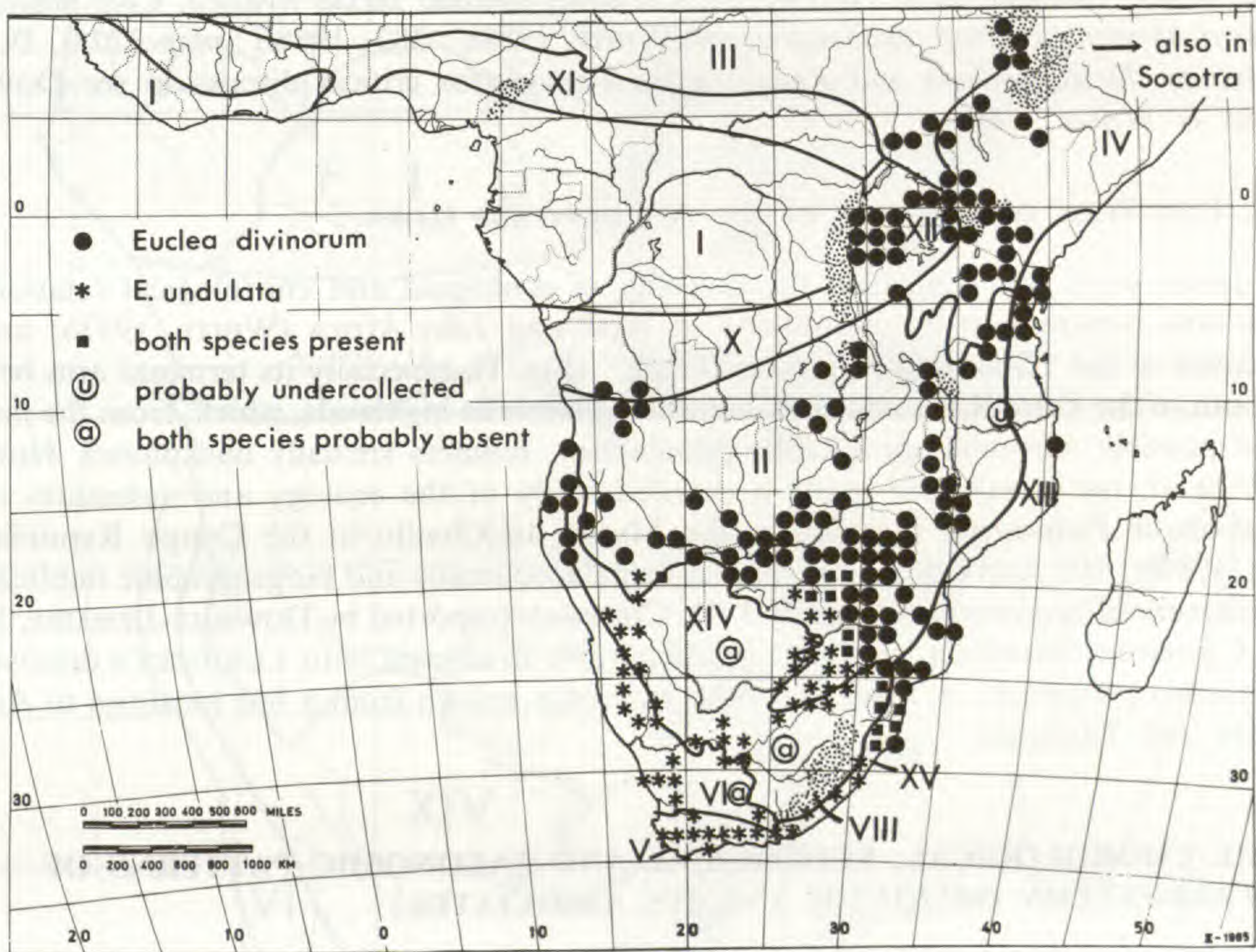


Fig. 6. — Distribution of **Euclea undulata**, a Karoo-Namib near-endemic species, and **E. divinorum**, a more northerly very closely related African linking species, which overlaps slightly in range with *E. undulata* (original).

The possibility that the forests of Malawi are not all of the same age and that some of them may not yet be in equilibrium with the present-day physical environment has been suggested by the botanist and zoologist Dowsett-Lemaire (1989*a* : 127 & 1989*b*), whose studies are the most comprehensive yet to be published of their kind. In her own words : "Some hypotheses on the relative age of different forest areas in Malawi can be proposed by observing patterns of floristic diversity, physiognomy, and bird distribution... The most mature and species-rich communities are the Afromontane rain forests of the north, and some of the mid-altitude forests of the south, especially those of the southern slopes of Mt. Mulanje. These forests are situated on the more extensive or prominent mountain massifs, and have undoubtedly survived climatic vicissitudes better than elsewhere... By contrast, the... forests of the central highlands are in a state of incomplete regeneration from some past, probably not

too distant, destructive event. Recolonization of this area by forest birds from both north and south is in progress, but some obvious niches in the forests of Dedza and Chongoni are still not filled". Elsewhere (1988*b* : 273) she discusses the role of fruit consumers, especially birds (but also bats and monkeys) in the recolonization of upland areas by forest after the last interpluvial.

In common with the Barotseland-Kalahari interval, the Malawi interval has several (though fewer) endemic taxa. Noteworthy examples include *Buxus nyasica, Cola chlorantha, Diospyros abyssinica* subsp. *chapmaniorum* (WHITE, 1988*a* : 382; 1988*b* : *map 1205*), *Dovyalis spinosissima, Ficus modesta* and *Rawsonia burtt-davyi* (for critical discussion see DOWSETT-LEMAIRE & WHITE, 1990).

C. EAST-WEST DISJUNCTIONS IN THE AFROMONTANE FLORA.

Further work has confirmed the diversity of ecological and chorological relationships among taxa common to the mountains of West and East Africa (WHITE, 1983*b*) and the significance of the "Southern Migratory Track" (Fig. 1), especially its terminal arm between the mouth of the Zaire River and the Cameroun-Mambilla highlands, which, from the point of view of possible Afromontane satellite populations, remains virtually unexplored. However, MALEY et al. (in press) have made a detailed study of the ecology and associates of the population of *Podocarpus latifolius* in the Massif du Chaillu in the Congo Republic (see WHITE, 1983*b* : 105, and below) and discuss its palaeoclimatic and biogeographic implications. The discovery of *Anthonota noldeae* by J. D. CHAPMAN (reported by DOWSETT-LEMAIRE, 1989*c*) in the Cameroun-Mambilla highlands is comparable in interest with LETOUZEY's discovery of *Ternstroemia polypetala*. *A. noldeae* is otherwise only known from a few localities in Angola, E. Zaire and Tanzania.

VI. THE CHOROLOGICAL, ECOLOGICAL AND TAXONOMIC PATTERNS OF *PTAEROXYLON OBLIQUUM* AND ITS ASSOCIATES

Every plant species is unique in its distribution and ecology. This is true to a much greater extent than is realized by the authors of simple chorological and ecological classifications, or those who offer simple historical explanations of contemporary plant distributions. This is well illustrated by *Ptaeroxylon obliquum* and its associates, 206 woody species of which are referred to in the present paper. This figure represents fewer than half of those that have been recorded. The following account, however, is based on only 22 taxa (3 genera and 19 species), namely those whose distributions are shown in figs. 1-19. They are sufficient to illustrate my theme. What these species have in common is their association in at least some part of their geographical range with *Ptaeroxylon*. Collectively, in contrast to the restricted geographical area occupied by *Ptaeroxylon*, they occur throughout the greater part of Africa and sporadically far into Asia. A convincing historical explanation of this state of affairs is unlikely to be simple.

Figures 1-19 show that the 22 taxa collectively occur in all the regional phytochoria recognized by WHITE (1983*a*) for the African mainland, except for one, the Afroalpine, which ecologically is the most extreme and occupies the smallest area. Only the more striking

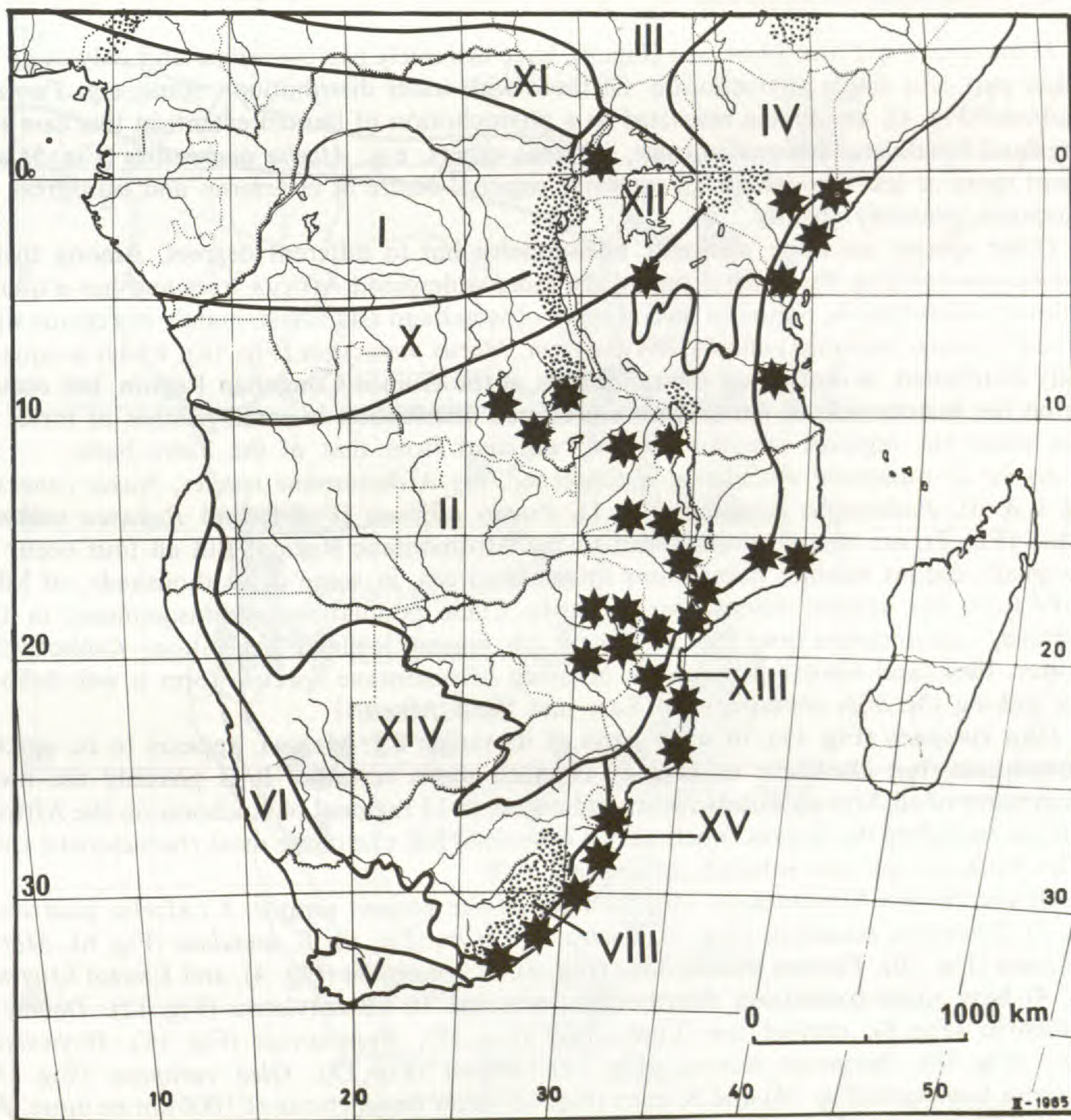


Fig. 7. — Distribution of **Diospyros natalensis**, an East African linking species (after WHITE, 1988*b*, map 1191, simplified).

patterns (and these are not mutually exclusive) are mentioned below. They can be matched in broad outline in many other taxa.

A. Chorological patterns.

Some taxa, e.g. *Umtiza listerana* (Fig. 4), have extremely narrow ranges and only occur in a small part of a single phytochorion. Of those with wider distributions, some, e.g. *Turraea obtusifolia* (Fig. 4), are almost restricted to a phytochorion of limited extent, in this case the Tongaland-Pondoland regional mosaic, whereas others, e.g. *Afzelia quanzensis* (Fig. 5) are present more or less throughout an extensive regional centre of endemism and transgress its boundaries relatively slightly.

Other species are more markedly transgressive but to different degrees. Among them, *Trichilia emetica* (Fig. 9), which is one of the more widespread African trees and has a quasi-continuous distribution, occurs in several types of woodland and forest, mainly in regions with a broadly similar (savanna) climate. By contrast, *Morus mesozygia* (Fig. 10), which is equally widely distributed, is centred on the rainforests of the Guineo-Congolian Region, but occurs also on the eastern side of Africa with a scattered distribution in small patches of forest in areas where the regional climates are very different from that of the Zaire basin.

So far as numerical abundance is concerned, the Afromontane species, *Nuxia congesta* (Fig. 1 & 3), *Podocarpus latifolius* (Fig. 1), *Prunus africana* (Fig. 1) and *Rapanea melanophloeos* (Fig. 3), are overwhelmingly tied to the Afromontane Region. But all four occur in very small, distant satellite populations up to hundreds, in some cases thousands, of kilometres from the nearest Afromontane massifs. These populations are insignificant in the "lowland" phytochoria and do not occur in typical lowland vegetation. Collectively, however, they (and similar populations of other Afromontane species) form a well-defined track linking the high mountains of East and West Africa.

Olea europaea (Fig. 11), in some parts of its range, e.g. Malawi, appears to be strictly Afromontane, but elsewhere its ecology is much more versatile. It is possibly the most transgressive of all African woody plants and occurs in 13 regional phytochoria on the African mainland including the Sahara, where (as *O. laperrinei*) it is one of the most characteristic trees of the Saharan and sub-Saharan mountains.

Of the 18 non-Afromontane taxa included in the present sample, 8 (*Afzelia quanzensis* (Fig. 5), *Diospyros natalensis* (Fig. 7), *Euclea divinorum* (Fig. 6), *E. undulata* (Fig. 6), *Morus mesozygia* (Fig. 10), *Turraea mombassana* (Fig. 4), *T. obtusifolia* (Fig. 4), and *Umtiza listerana* (Fig. 4) have quasi-continuous distributions, whereas 10 (*Brachylaena* (Fig. 12), *Dombeya rotundifolia* (Fig. 8), cactoid tree Euphorbias (Fig. 17), *Heteropyxis* (Fig. 16), *Heywoodia lucens* (Fig. 18), *Juniperus procera* (Fig. 19), *Obetia* (Fig. 13), *Olea europaea* (Fig. 11), *Strychnos henningsii* (Fig. 14) and *S. mitis* (Fig. 15) show disjunctions of 1000 km or more. An extreme example is *Heywoodia* where the interval is 3000 km in length.

B. Ecological patterns.

Many of the widespread associates of *Ptaeroxylon*, like *Ptaeroxylon* itself, are versatile in their ecology regardless of whether their geographical range is "continuous" or disrupted. In different places they occur in communities which superficially appear to be very different. At

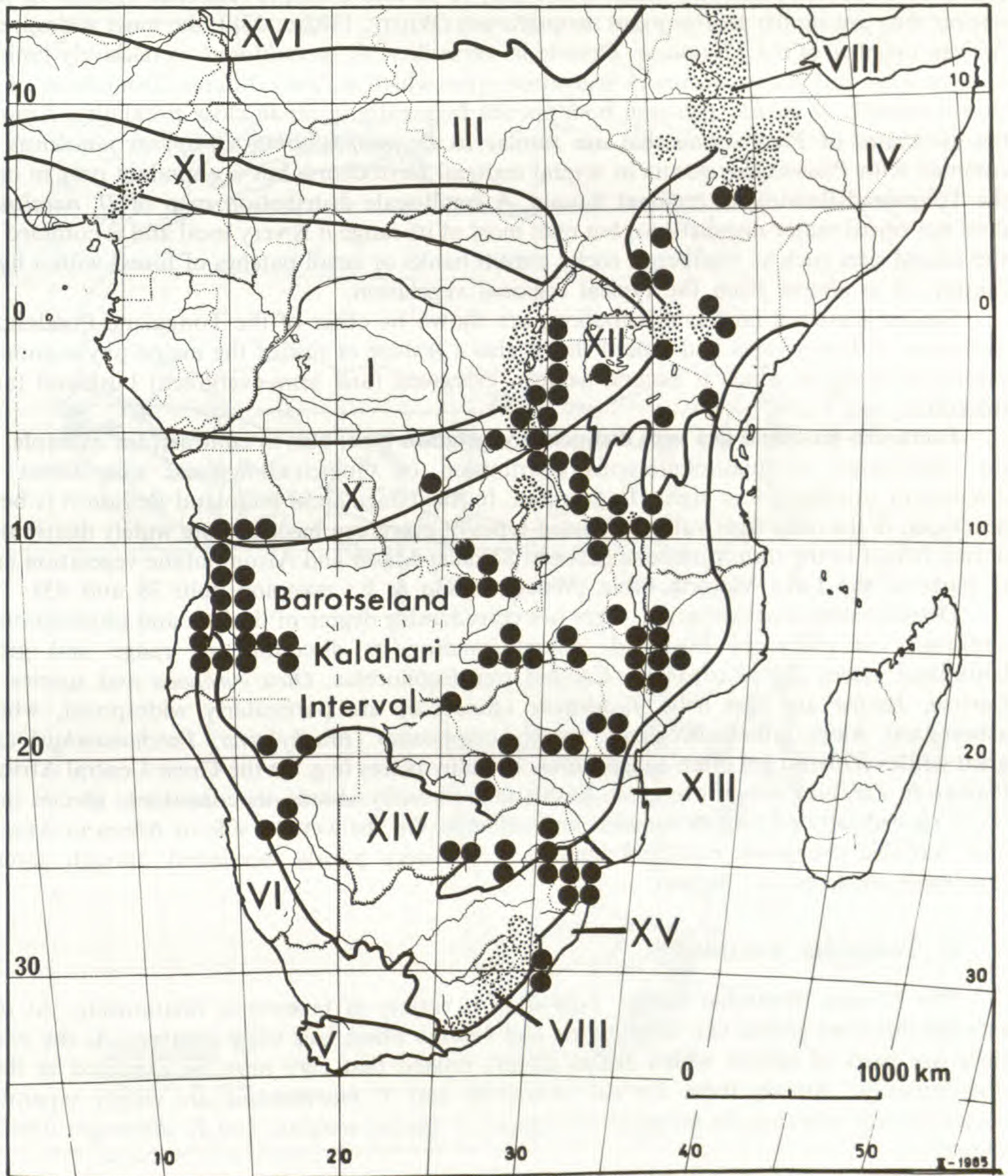


Fig. 8. — Distribution of **Dombeya rotundifolia**, a Zambezian linking species (after SEYANI, 1982).

first sight the situation looks chaotic but this is a false impression. There is an underlying ecological coherence, but one which is not easy to fit into a simple reference system. In this respect they are similar to *Diospyros mespiliformis* (WHITE, 1988*a* : 338), the most widespread African member of the *Ebenaceae*. Despite its versatility, *D. mespiliformis* is relatively limited in its ecology and always occurs in vegetation types which are very different from those of its closest relative, *D. kirkii*, although both species frequently occur in close proximity. Among the associates of *Ptaeroxylon* that are similar to *D. mespiliformis, Diospyros natalensis* in common with *Ptaeroxylon* occurs in several regional phytochoria but is abundant only in one, the Tongaland-Pondoland regional mosaic. A small-scale distribution map of *D. natalensis* does not reveal major disjunctions, but over most of its range it is very local and is confined to specialized sites such as inselbergs, rocky stream banks or small patches of forest with a light canopy. It is absent from the typical regional vegetation.

Similar scattered mosaic distributions are shown by other of the Tongaland-Pondoland associates of *Ptaeroxylon* and indeed this is also a feature of one of the major physiognomic vegetation types in which it occurs, namely, evergreen (and semi-evergreen) bushland (and thicket).

Evergreen bushland is a very distinctive vegetation type, but, in contrast, for example, to the continuous or quasi-continuous distribution of Guineo-Congoland rain forest or Zambezian woodland it is highly fragmented. In the Tongaland-Pondoland Region it is best-developed in the deep river valleys. Related types of evergreen bushland are widely distributed in east Africa in the transition zone between Somalia-Masai and Afromontane vegetation and in parts of the Lake Victoria basin (WHITE, 1983*a* & *b* : mapping units 38 and 45).

Despite much local variation, there is a considerable degree of floristic and physiognomic uniformity in evergreen bushland, notwithstanding its discontinuous range and great latitudinal extent (22° N to 34° S). Cactoid tree Euphorbias, *Olea europaea* and species of *Carissa, Euclea* and the tribe *Toddalieae* (*Rutaceae*) are particularly widespread, whilst arborescent Aloes, other succulents, woody composites (*Brachylaena, Tarchonanthus*) and giant nettles (*Obetia*) are often conspicuous. In many places (e.g. on the Great Central African Plateau in Zambia), where evergreen bushland is virtually absent, its constituent species may occur sporadically on termite mounds or inselbergs. On the western side of Africa in Angola and Namibia evergreen bushland appears to be very poorly developed, though several important elements are present.

C. TAXONOMIC PATTERNS.

The 22 taxa illustrated in figs. 1-19 show a variety of taxonomic relationship. At one extreme there are genera like *Heteropyxis* and *Umtiza* which lack close relatives. At the other there are pairs of species which are so closely related that care must be exercised in their discrimination. Among them *Turraea obtusifolia* and *T. mombassana* are widely separated geographically whereas the geographical ranges of *Euclea undulata* and *E. divinorum* overlap slightly.

Species also differ in their patterns of internal variability. Some, e.g. *Euclea divinorum*, are not very variable; some, e.g. *Turraea mombassana* show subspecific differentiation, whereas in others the variation pattern is so chaotic that a special category, the ochlospecies, is necessary to accommodate them, e.g. *Diospyros natalensis* (WHITE, 1962 : 79; 1988*a* : 343 & 432).

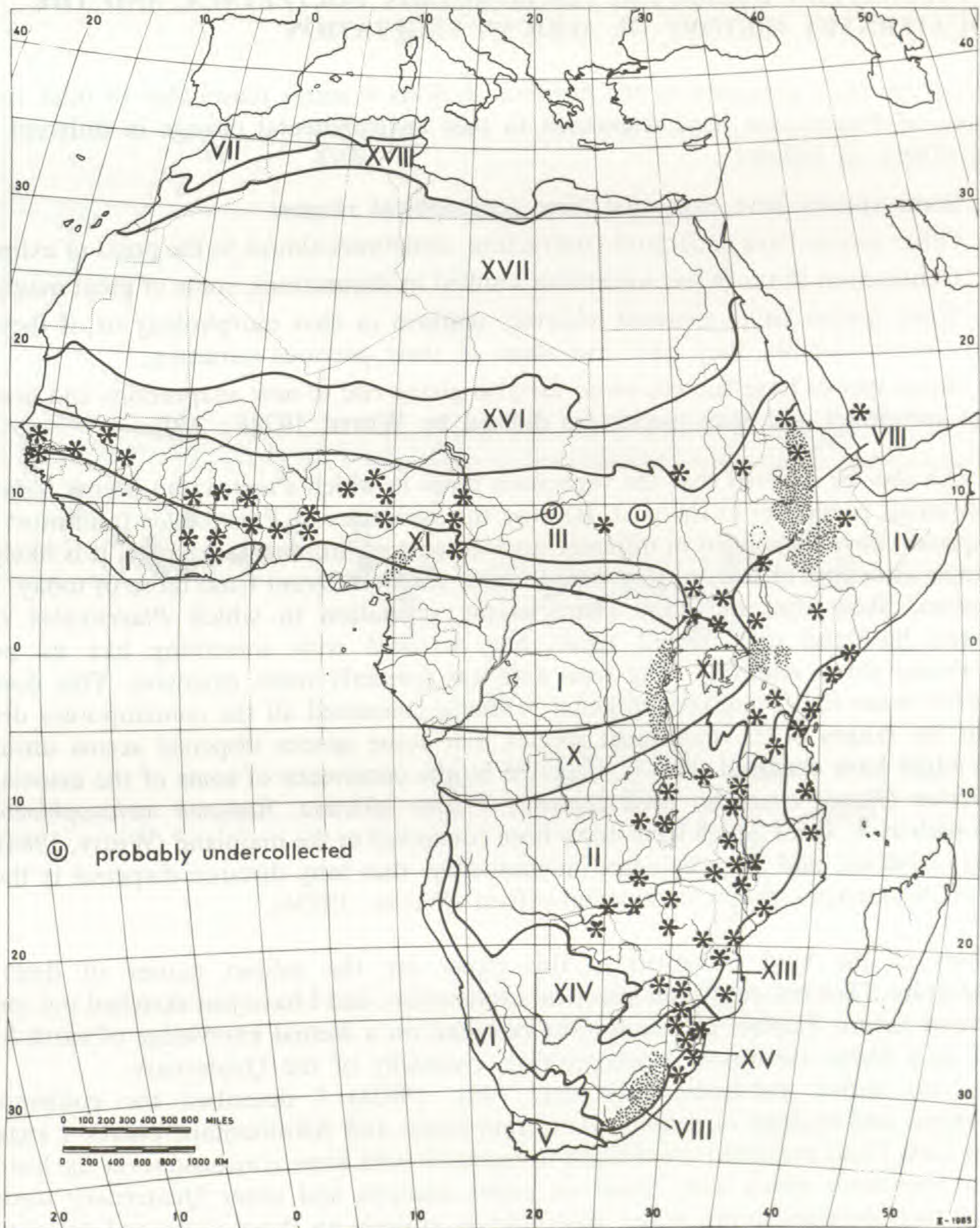


Fig. 9. — Distribution of **Trichilia emetica**, a Sudano-Zambezian linking species (after De Wilde, 1968, map 4, simplified and updated).

VII. *PTAEROXYLON OBLIQUUM, TERNSTROEMIA POLYPETALA*, AND THE QUATERNARY HISTORY OF AFRICAN VEGETATION

From the facts presented in the previous sections it seems reasonable to infer that the associates of *Ptaeroxylon* have responded to past environmental change in different ways, among others, as follows :

1. Some species have expanded their geographical ranges.
2. Other species have undergone contraction, sometimes almost to the point of extinction.
3. Contraction of range has sometimes resulted in disjunctions, some of great magnitude.
4. Some species have remained relatively uniform in their morphology or, if they were formerly more variable, they have lost some of their previous variation.
5. Some species have become more variable giving rise to new adaptations and new taxa such as subspecies and semi-species (as defined by White, 1978*b* : 250).

It can also be inferred that the vegetation types in which *Ptaeroxylon* occurs today had some different properties in the past. Because the associates of *Ptaeroxylon* (and most other plant species) have responded in different ways to past environmental change, it is likely that the former associates of *Ptaeroxylon* were to some extent different from those of today. But it also seems, likely that the most characteristic vegetation in which *Ptaeroxylon* occurs (evergreen bushland and related types) has persisted with something like its present physiognomy for a relatively long time and was formerly more extensive. This does not necessarily mean that evergreen bushland formerly connected all the contemporary disjunctions in the ranges of its constituent species. For some species dispersal across unsuitable terrain might have occurred. This is suggested by the occurrence of some of the associates of *Ptaeroxylon* (*Nuxia congesta, Olea capensis, Prunus africana, Rapanea melanophloeos*) on islands such as S. Tomé which have never been connected to the mainland (White, 1984). It is unlikely, however, and in some cases inconceivable, that long distance dispersal is the sole cause of disjunctions within continental Africa (White, 1983*b*).

Facts of the kind presented in this paper are the subject matter of descriptive biogeography. They cry out for an historical explanation, and I have just sketched out one of a very broad nature. Further precision must be based on a factual knowledge of earth history and of past biotas (historical biogeography), especially of the Quaternary.

In two earlier publications (White, 1981, 1983*b*) I described the contemporary distributions and ecology of some lowland rain forest and Afromontane plants. I suggested that the facts I had presented are difficult to reconcile with some conclusions on the history of African vegetation which were based on pollen analysis and other Quaternary studies.

The facts included in this paper, based almost entirely on *Ptaeroxylon* and its associates, cover almost the whole of Africa and support the earlier conclusions which were based on a smaller area. Additional confirmation has come from further study of the Afromontane flora, especially *Podocarpus latifolius*, and from palaeopalynology. A more comprehensive review of the interdependence of descriptive and historical biogeography, in an African setting, might

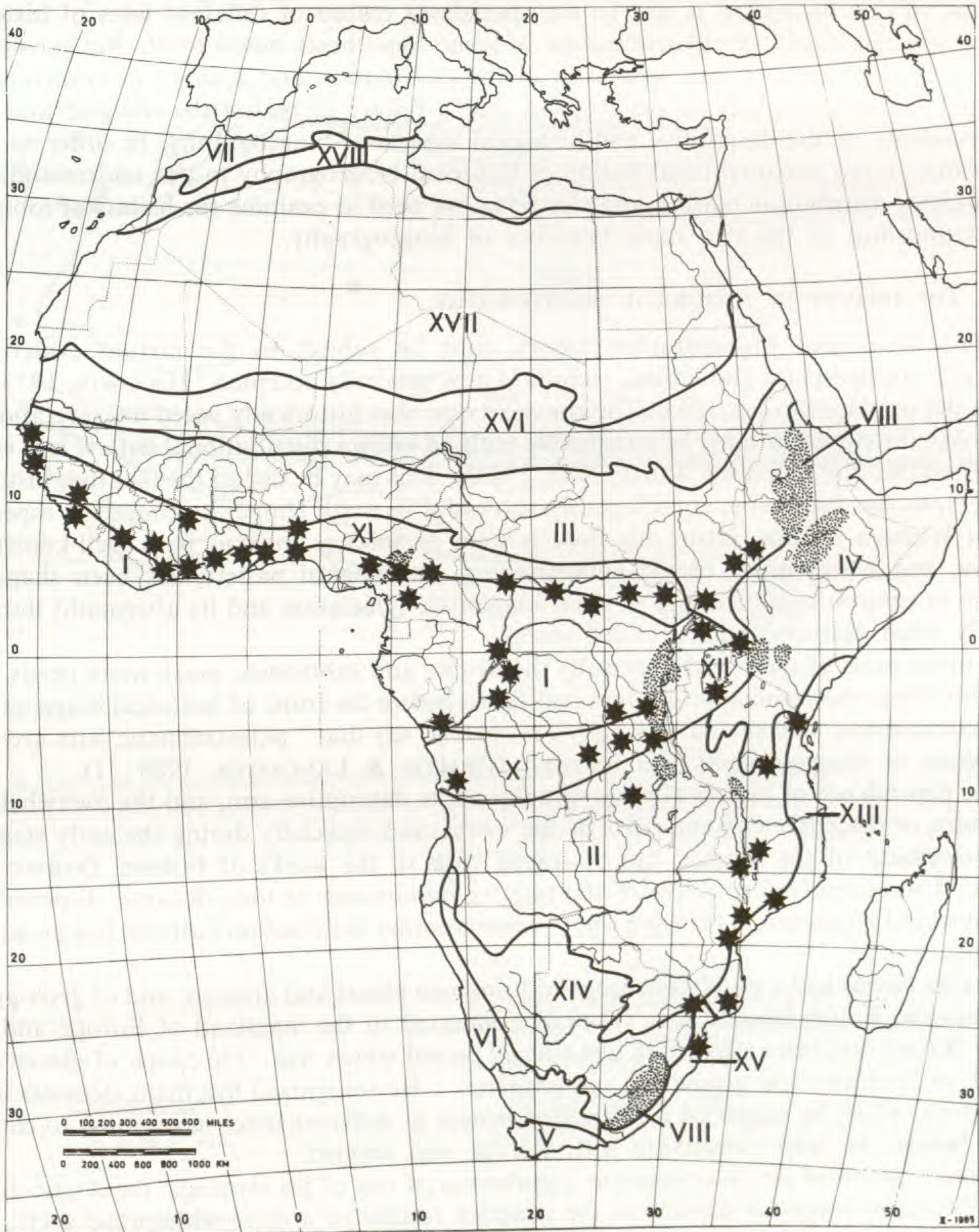


Fig. 10. — Distribution of **Morus mesozygia**, a Guineo-Congolian linking species (after BERG, 1977, fig. 14, simplified and updated).

now be appropriate. A lot has been discovered about the Quaternary in recent years but there is also much controversy, the roots of which are pre-Darwinian.

Some of this dissension is due to the specialized nature of different lines of historical evidence and the highly speculative nature of some hypotheses based on it. But possibly of even greater significance is our ignorance of the distribution and ecology of contemporary floras and faunas (especially in the tropics), and a failure to realize the obligate and total interdependence of the descriptive and historical aspects of biogeography. In order to get a clear picture of the potential contribution of historical biogeography to our understanding of contemporary distribution pattern and *vice versa*, we need to examine the historical roots and inter-relationships of the two main branches of biogeography.

A. The history of historical biogeography.

"The thesis that biogeographic theory must be subject to the factual evidence of historically attested plant and animal records is now generally accepted" (Godwin, 1975 : vii, echoing the words of Wulff 1943). The converse view that historically based interpretations of present day distributions must be compatible with *all* known distributional data is less widely appreciated (for discussion see White, 1981, 1983*b*). This may be due to the fact that historical biogeography has been most conspicuously successful in north temperate countries, especially parts of Western Europe, where the flora is poor in species, and has been well-known for centuries, and where much of the contemporary chorological pattern has been shaped in response to environmental change of great magnitude (glaciation and its aftermath) during a relatively short period of time (15.000 years).

In other parts of the world, especially the tropics and subtropics, much more needs to be found out about the contemporary flora and fauna before the fruits of historical biogeography can be convincingly interpreted. It simply isn't true to say that "palaeoclimatic data are... the only means of studying ecosystem history" (Deacon & Lancaster, 1988 : 1).

The dependence of historical biogeography on its descriptive arm, and the overwhelming importance of the latter in some parts of the world, and especially during the early stages in the development of the subject, can be traced back to the works of Forbes, Darwin and Hooker. The unresolved problem of the relative importance of long-distance dispersal and direct overland migration in bringing about contemporary distribution patterns has an equally long history.

Forbes (1846) had a good knowledge of European plants and animals, and of geology. He knew that the British Islands were formerly connected to the mainland of Europe and that most of Britain had been affected by the *Glacial* period which was "the epoch of glaciers and icebergs, of boulders, and groovings, and scratches". He recognized five main elements in the British flora, which he suggested had invaded Britain at different times in response to climatic change before the land connection with Europe was severed.

Forbes explained the discontinuous distribution of one of his elements, the Arctic-alpine, on the mountain ranges of Europe as the stranded residue of a more widespread arctic flora from a period of prevalent low temperatures during the Great Ice Age which migrated across the great lowland plains of Europe. "With the rise in temperature and the retreat of the ice sheets the arctic flora was forced to ascend the mountain heights and to retreat northwards leaving behind an indication of former events in the striking discontinuity of the relict populations in disjunct mountain areas" (Godwin, 1975 : 419).

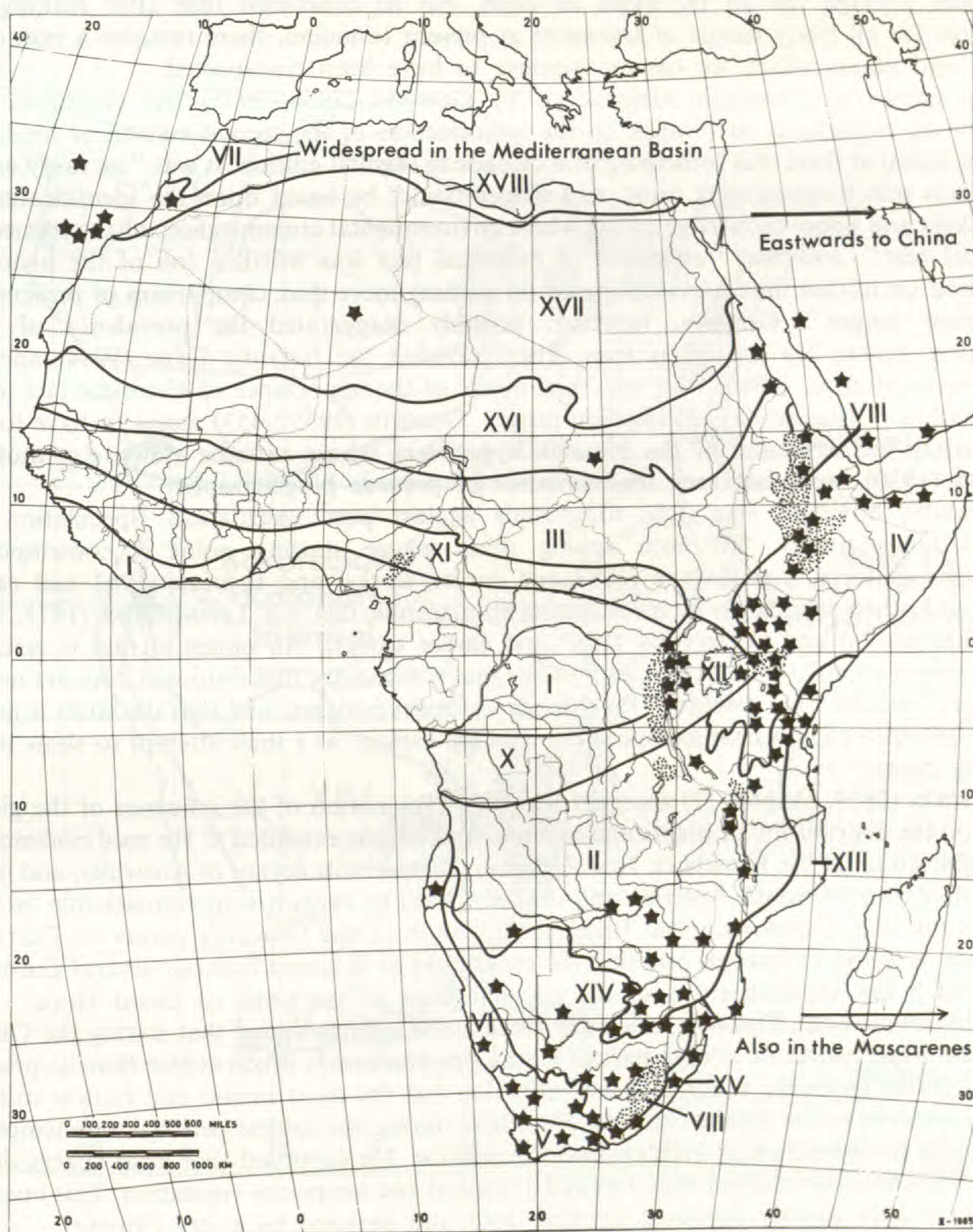


Fig. 11. — Distribution of **Olea europaea**, an African linking species (partly after GREEN & WICKENS, 1989, partly original). — NOTE : in addition to the cultivated olive, *O. europaea* subsp. *europaea* var. *europaea*, GREEN & WICKENS recognize two subspecies and one variety on the African mainland and subsp. *cerasiformis* in Macaronesia.

FORBES was well aware that some plants could have reached Britain by the conveyance of their seeds through the air by winds or birds, but he concluded that after making full allowances for all likely means of transport at present in action, there remains a residue of animals and plants which we cannot suppose to have been transported.

The Quaternary research summarized by GODWIN (1956, 1975) has confirmed and amplified the hypotheses of FORBES. In the Introduction to the second edition of his book, GODWIN says that there was something of a crusade in the first edition. It was " an essay on the proposition that biogeography must, and indeed could, be based upon the identification of plant fossils and upon knowledge of the whole environmental circumstances of the immediate geological past", and that " an ounce of historical fact was worth a ton of the historical speculation up to that time prevalent based on nothing more than comparison of present-day distribution ranges". GODWIN, however, possibly exaggerated the prevalence of pure speculation among his contemporaries. They included the botanist CAIN (1944) and the ornithologist MOREAU (1966) who were well aware of the importance of historical fact in the interpretation of present-day distribution ranges. GODWIN (1975 : 453) seems to have had in mind mainly the advocates of the nunatak hypothesis, whose extreme views, e.g. those of WILMOTT (1930), were not very representative of pre-war biogeography.

GODWIN, however, was right to crusade against pure speculation. Speculation still pervades biogeography, but both among those whose starting point is contemporary distribution patterns, e.g. HAFFER (1987 and earlier works) and ENDLER (1982 and earlier works), and others who begin by investigating stratigraphic fact, e.g. LIVINGSTONE (1975, 1982, and earlier works) and COLINVAUX (1987 and earlier works). An ounce of fact is certainly worth a ton of speculation, but we can now see that present-day distributional data are no less important, " weight" for " weight" than direct historical evidence, and that the latter is just as likely to give rise to unwarranted speculation as the former, as I shall attempt to show in the following pages.

DARWIN (1859, chapter 11) accepted FORBES's explanation of the influence of the glacial climate on the distribution of plants and animals, and greatly extended it. He used evidence for former glaciation (in the Himalaya, New Zealand, the southeast corner of Australia, and in the Andes of equatorial South America and central Chile) to explain some remarkable facts of plant distribution, mentioning that between 40 and 50 of the flowering plants of Tierra del Fuego are common to Europe, and that the mountains of Ethiopia harbour several European forms and a few representatives of the peculiar flora of the Cape of Good Hope.

In his own words, DARWIN concluded (with some qualifications) that during the Glacial period the whole world or a large part of it was simultaneously much colder than at present. Tropical plants probably suffered much extinction but the most humid and hottest districts afforded assylum to the tropical natives. Elsewhere during the coldest period, some temperate forms might have reached or even crossed the equator. He supposed that large spaces of the tropical lowlands were clothed with a mingled tropical and temperate vegetation. This invasion would have been greatly favoured by high land and perhaps by a dry climate.

For the tropics, some of DARWIN's ideas have recently been revived in modern dress, but not always very convincingly, e.g. refugia theory in its extreme form (e.g. DIAMOND & HAMILTON, 1980 : 398), tundra on the equator in the Lake Victoria basin (LIVINGSTONE, 1975 : 261) and ice-age aridity in tropical South America (DAMUTH & FAIRBRIDGE, 1970).

DARWIN was the first biologist to realize the world-wide importance for biogeography of

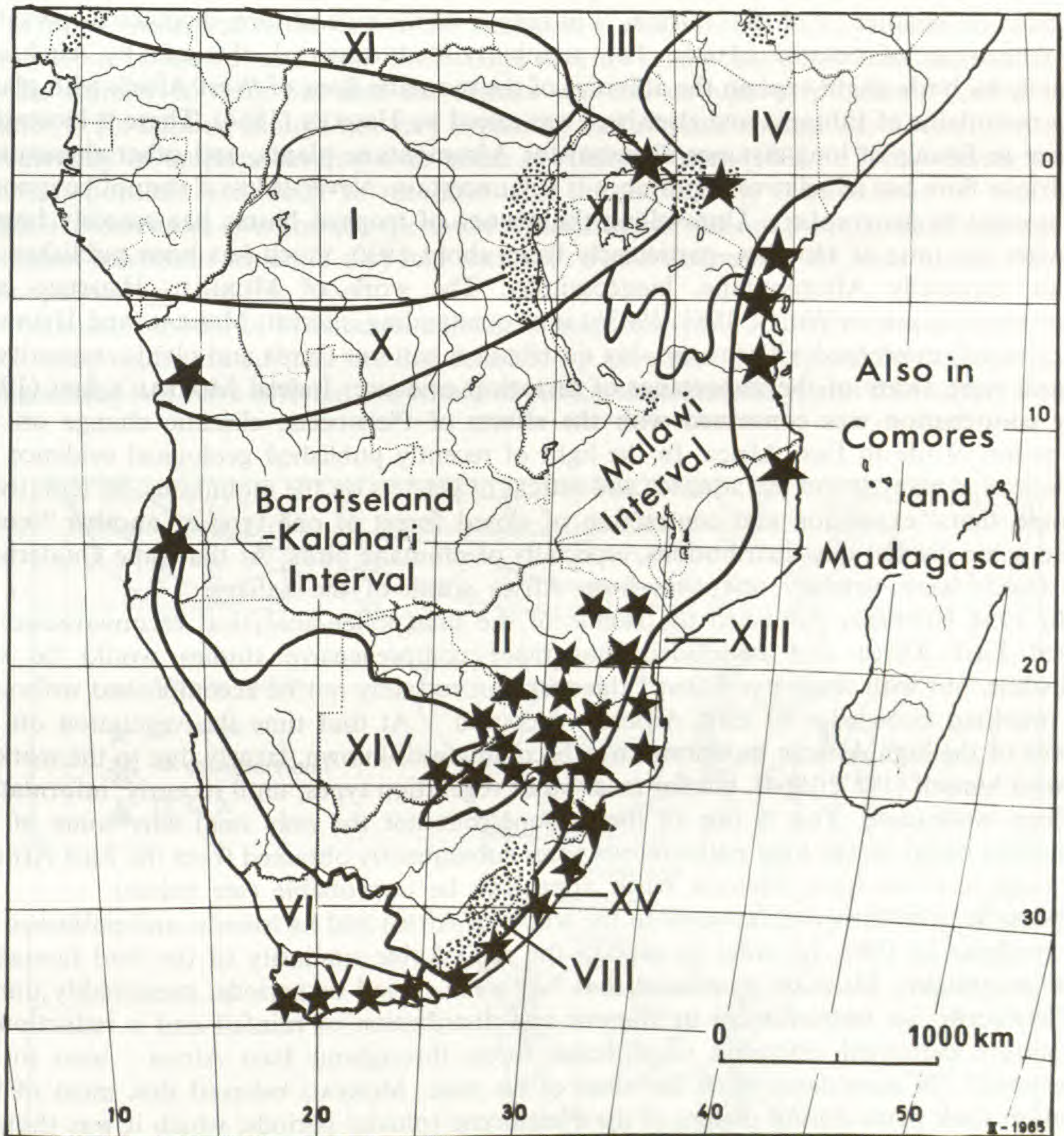


Fig. 12. — **Brachylaena**, a genus of arborescent *Compositae*. Generalized distribution of **B. huillensis** (large stars, partly after PAIVA, 1972, simplified and updated) and of the remaining African species (small stars, from various published sources). On the African mainland *Brachylaena* is an East African linking genus with outlying populations in Angola.

climatic change associated with the Glacial period. Not surprisingly, one hundred and forty years later, we now know that the picture is more complicated than he thought. In particular, he overlooked the possible importance of long-distance dispersal in enabling plants to move from one mountain to another in the tropics. This is surprising in view of his convincing arguments (in chapter 12 of the "Origin") in favour of the role of long distance dispersal in the colonization of oceanic islands. The possibility that dispersal of seeds by wind and externally by birds might explain the affinities of the montane flora of West Africa with plants on the mountains of Ethiopia and elsewhere was raised by HOOKER (1864). There is increasing evidence in favour of long-distance dispersal for Afromontane plants, and other elements in the African flora but its relative importance is still uncertain. Nevertheless it cannot be ignored by historical biogeographers. Unravelling the history of tropical biotas has scarcely begun.

After the time of HOOKER, particularly from about 1930, much has been published on African, especially Afromontane, biogeography. The work of MOREAU, HEDBERG and WICKENS (references in WHITE, 1981, 1983*b*) is of outstanding interest. MOREAU and HEDBERG were primarily concerned with present-day distribution patterns (birds and plants respectively) but both were aware of the importance of historical evidence. Indeed MOREAU's first (1933) major contribution was concerned with the effects of Pleistocene climatic change on the distribution of life in East Africa. In the light of recently published geological evidence for fluctuations in rainfall and the advance and retreat of glaciers on the mountains, he tentatively proposed that "expansion and contraction of closed forest of one type or another" could explain some present day distributions, especially of montane birds. At that time Quaternary plant fossils were virtually unknown from Africa south of the Sahara.

In 1954 HEDBERG published the results of the first pollen-analytical reconnaissance in tropical East Africa and concluded that more comprehensive studies would be well worthwhile, but with the proviso that "this task can certainly not be accomplished without a good working knowledge of East African vegetation". At that time the vegetation on the summits of the high African mountains was becoming well-known, largely due to the work of HEDBERG himself (1957, 1964), but for most other vegetation types, until recently, information has been inadequate. This is one of the reasons (but not the only one) why some of the conclusions based on the long polliniferous cores subsequently obtained from the East African mountains and the Lake Victoria basin appear to be improbable (see below).

MOREAU later extended his work to the whole of Africa and its islands, and published his final synthesis in 1966. In order to explain the remarkable similarity of the bird faunas of distant mountains, MOREAU postulated that "at some period or periods, presumably during the Pleistocene, an improvement in amount and distribution of rainfall and a reduction of temperature permitted extension of montane forest throughout East Africa... west to the Cameroons". In accordance with the ideas of his time, MOREAU believed that most of this migration took place during phases of the Pleistocene (pluvial periods, which it was thought coincided with the glacial periods of high latitudes) "when world temperature was depressed by ca. 5° C and precipitation was substantially higher than at present".

MOREAU's hypothesis has been criticized by LIVINGSTONE (1975) and others mainly on the basis of a few pollen diagrams from East Africa. LIVINGSTONE says that MOREAU's "theory must perish in the face of stratigraphic fact, for the last ice age was a time when forest trees..... were extremely scarce. At least in intramontane East Africa, the prevailing vegetation seems to have been some kind of savanna or grassland. It is still possible that — at some time too

remote to have come to our stratigraphic attention — there was a montane forest corridor across Africa, but this is not likely. We have data now for a specimen ice age and a specimen interglacial, the Holocene. Neither is characterized by widespread montane forest at low altitudes".

The palynological evidence for the treelessness of LIVINGSTONE's specimen ice age dates mainly from 14.700 BP to 12.000 BP. He says that low temperature was insufficient to account for the scarcity of trees but that the climate was dry enough to produce "tundra on the equator". He implies, though not very explicitly, that climatic change was not only severe but concurrently of uniform severity over much of Africa. WHITE (1981 : 37) has shown that the aridity hypothesis is difficult to reconcile with the present-day distribution and ecology of plants like *Artemisia afra* and the species of *Dendrosenecio* without postulating changes in their ecological behaviour which, if they had occurred, would undermine the assumptions on which palaeopalynology itself is based.

MOREAU's model of Pleistocene climatic change, except in its most extreme form, is also much more sophisticated than the one attacked by his critics. He repeatedly suggests that the changes need not have affected the whole of Africa simultaneously, and that, apart from the

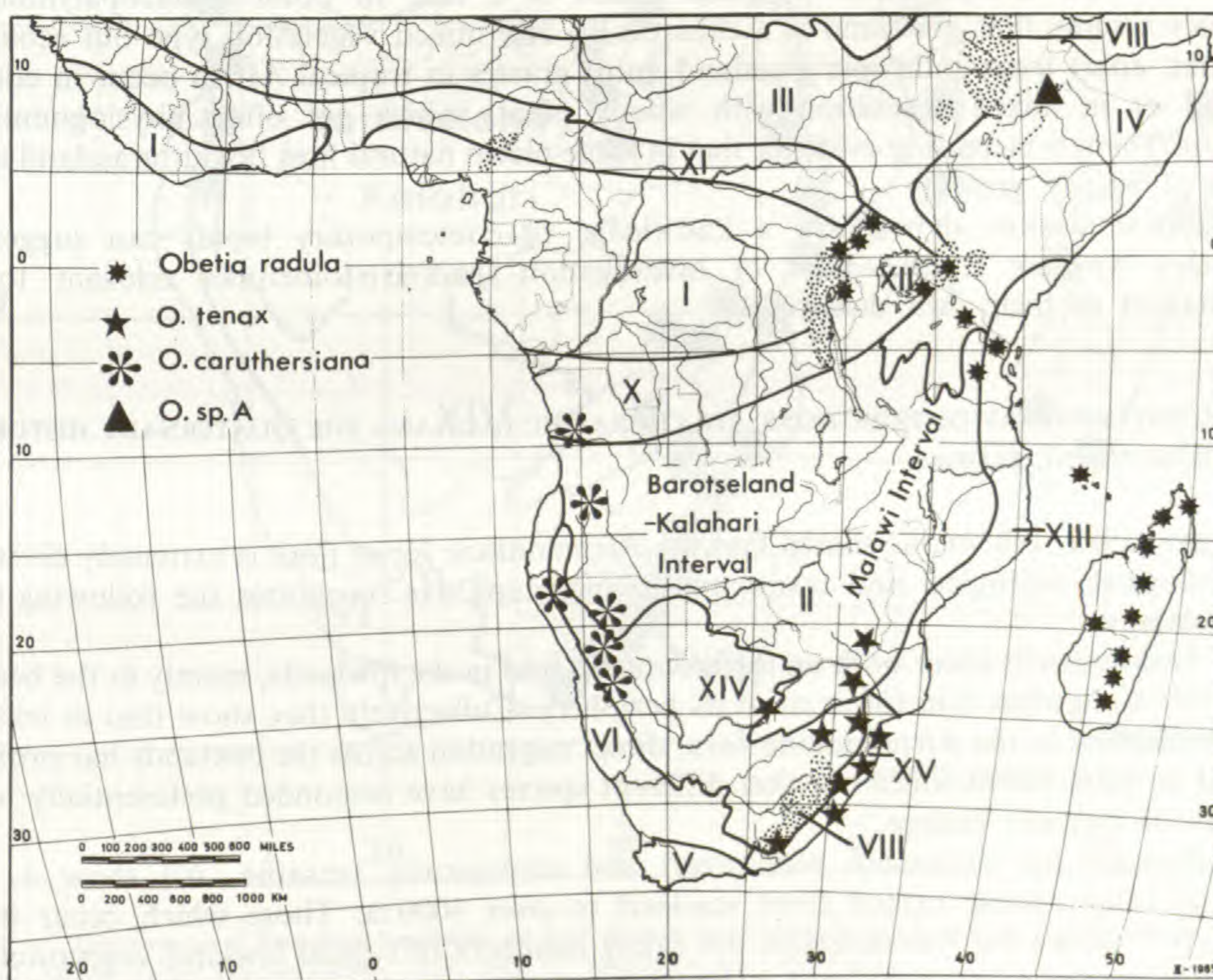


Fig. 13. — **Obetia**, a genus of arborescent *Urticaceae*. Generalized distribution of the four species occurring on the African mainland (after FRIIS, 1983, map 1, simplified).

general effects, there is evidence for sub-regional fluctuations on a large scale, in some cases possibly associated with a different coastal topography and modified ocean currents. Some recent work, both on Quaternary palaeoenvironments and on present-day distributions, lends more support to MOREAU's views than to those of his critics.

Until recently, a dearth of published information on the distribution and ecology of individual plant species has seriously hindered African historical biogeography, but the situation is improving. There is now a serial "Distributiones Plantarum Africanarum" devoted to the publication of distribution maps of individual species, most of which are linked to monographic work. There is also a large scale map and a comprehensive account of African vegetation (WHITE, 1983*a*), and numerous more detailed local studies. Among them, LETOUZEY's publications on the flora and vegetation of Cameroun have set the highest standards. Much is now known about the Afromontane forest flora and the seed-dispersal of some of its species (DOWSETT-LEMAIRE, 1985-89; WHITE, 1981, 1983*b*, 1984).

In parallel with our increasing knowledge and understanding of contemporary biotas, much ingenious and painstaking work has been done in several disciplines on the Quaternary climate though some results remain equivocal. Not all authors are aware of the significance of work done in specialities other than their own, work which may cast doubt on some of their conclusions. The interpretation of grass pollen is a case in point. Palaeopalynologists sometimes assume that grassland is a climatically determined vegetation type but ecologists know that, apart from anthropic grassland, most grasses in tropical Africa occur in edaphic grassland or in mixed vegetation with woody plants which are often physiognomically dominant. There is increasing evidence that in some places natural fires favour grassland at the expense of woody growth.

The next section shows how a knowledge of contemporary biotas can suggest to Quaternary workers fruitful lines of investigation, and is sometimes relevant to the interpretation of their own discoveries.

B. CONTEMPORARY DISTRIBUTIONS, STRATIGRAPHIC FACT AND THE QUATERNARY HISTORY OF THE AFROMONTANE FLORA.

WHITE (1981, 1983*b*) has shown that the Afromontane forest flora is extremely diverse in its chorological, ecological and taxonomic relationships. He recognizes the following three main elements.

— *Transgressors* occur both on the mountains and in the lowlands, mainly in the heart of the Guineo-Congolian rain forest or at its periphery. Collectively they show that at least for one large element in the Afromontane flora, direct migration across the lowlands has probably occurred in quite recent times but that different species have responded preferentially to the subtleties of climatic change.

— *Nomads* are extremely widespread and ecologically versatile. All show a wide altitudinal range. Some extend from sea-level to over 3000 m. Those which occur in the "lowlands", unlike the transgressors, are rarely members of typical lowland vegetation, but are mostly confined to specialized habitats where competition is reduced such as rocky outcrops, or to especially favourable sites including the spray zone of waterfalls. Even though some species occur in Afromontane rainforest, they are all more characteristic of more open

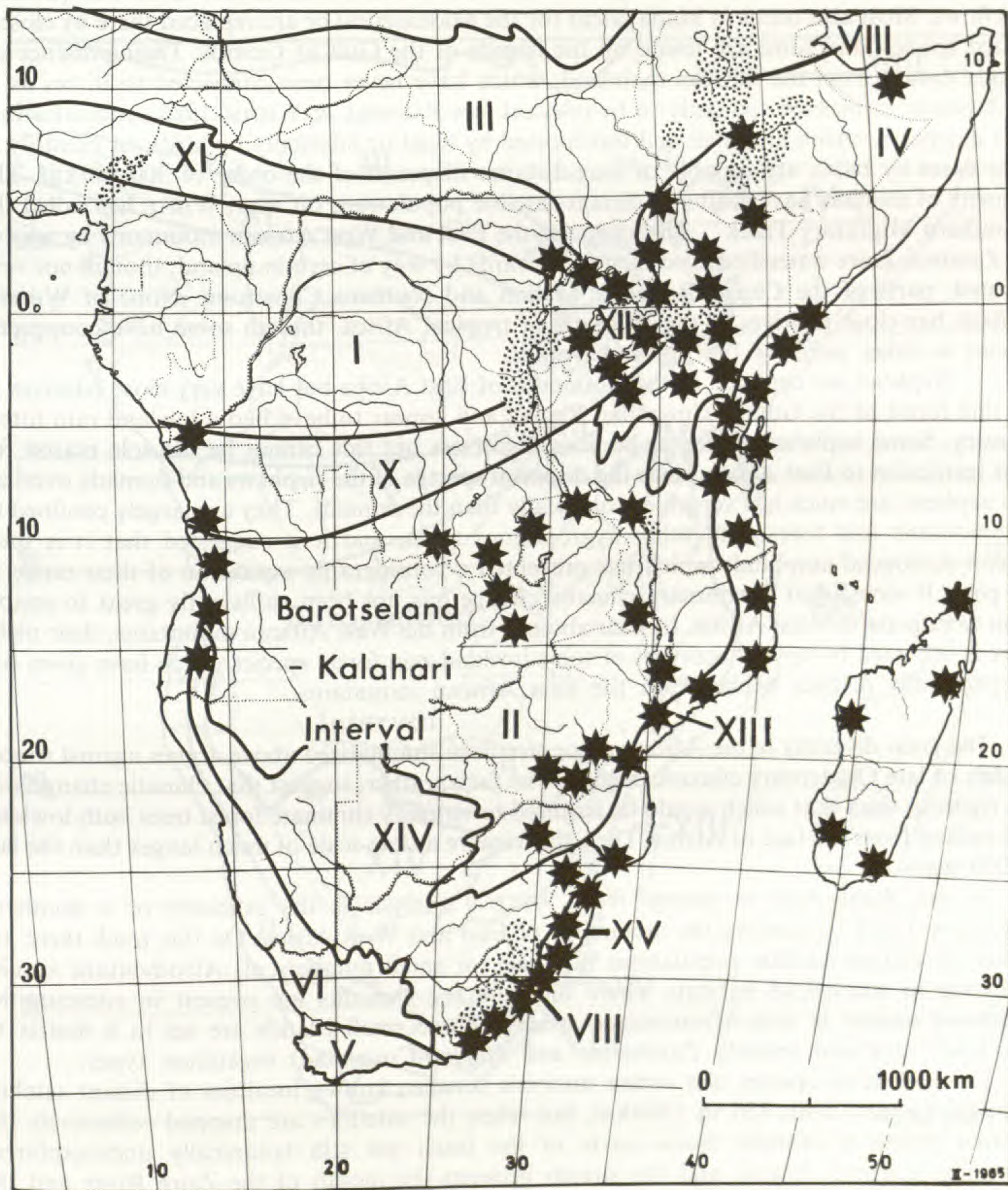


Fig. 14. — Distribution of **Strychnos henningsii**, an East African linking species with outlying populations in SW Zaire and Angola (after LEEUWENBERG, 1969, map 19, simplified and updated).

communities and all can behave as pioneers; some are fire-resistant and some can colonize lava flows. Most also occur in Madagascar (or the Mascarenes) or are replaced there by closely related species, and some are found on the islands of the Gulf of Guinea. Their presence on islands distant from the African mainland, which have never been connected to it, or, as in Madagascar, connected too early to be relevant (see PANNELL & WHITE, 1988), indicates that their diaspores, which are small and transported by wind or internally by birds (or possibly in some cases by bats), are capable of long-distance dispersal of the order of 300-800 km. The majority of nomads have scattered distant-satellite populations on what WHITE has called the "Southern Migratory Track". This connects the East and West African mountains by way of the Zambezi-Zaire watershed, and then northwards by way of certain upland, though not very elevated, parts of the Congo Republic, Gabon and southern Cameroun. None of WHITE's nomads has close relatives in the lowlands of tropical Africa, though some have congeneric species in other parts of the lowland tropics.

— *Nephews* are confined to the mountains of East Africa but have very close relatives in the rain forest of the Guineo-Congolian Region and appear to have had a lowland rain forest ancestry. Some nephews appear to be poor dispersers but this cannot be the sole reason for their restriction to East Africa, since the dispersal spectra of the nephews and nomads overlap. The nephews are much less versatile ecologically than the nomads. They are largely confined to Afromontane rain forest and other hygrophilous types, and it is suggested that it is their narrow ecological amplitude which has prevented a considerable expansion of their range in the past. It seems that Quaternary climatic change has not been sufficiently great to enable them to migrate to West Africa. In their absence from the West African mountains, their niche there is occupied by upland ecotypes of some lowland rain forest species which have given rise to specifically distinct nephews on the East African mountains.

The great diversity of the Afromontane tree flora summarized above argues against simple models of late Quaternary climatic change. The facts, rather, suggest that climatic change was less rigorous than that which would be required to virtually eliminate forest trees both lowland and upland from the face of Africa. They also require a time-scale of much longer than the last 20.000 years.

A remarkable fact to emerge from WHITE's analysis is the existence of a Southern Migratory Track connecting the mountains of East and West Africa. On this track there are numerous distant satellite populations of single (or small numbers of) Afromontane species occurring in specialized habitats where the montane elements are present in communities composed mainly of non-Afromontane species. These small islands are set in a matrix of "lowland" regional (mainly Zambezian and Guineo-Congolian) vegetation types.

For individual species, the widest intervals between known localities of distant satellite populations vary from 850 to 1500 km, but when the satellites are mapped collectively the distance drops to 300 km. Some parts of the track are still botanically underexplored, especially northern Angola and the stretch between the mouth of the Zaire River and the Cameroun highlands. Further exploration is likely to show that the distant satellite populations are more numerous and closer together than they appear to be at present. Their insignificant size, however, in relation to the surrounding vegetation is firmly established.

In view of the known vagility and ecological versatility of the nomads, it is tempting to suppose that they have travelled across Africa under something like contemporary climatic

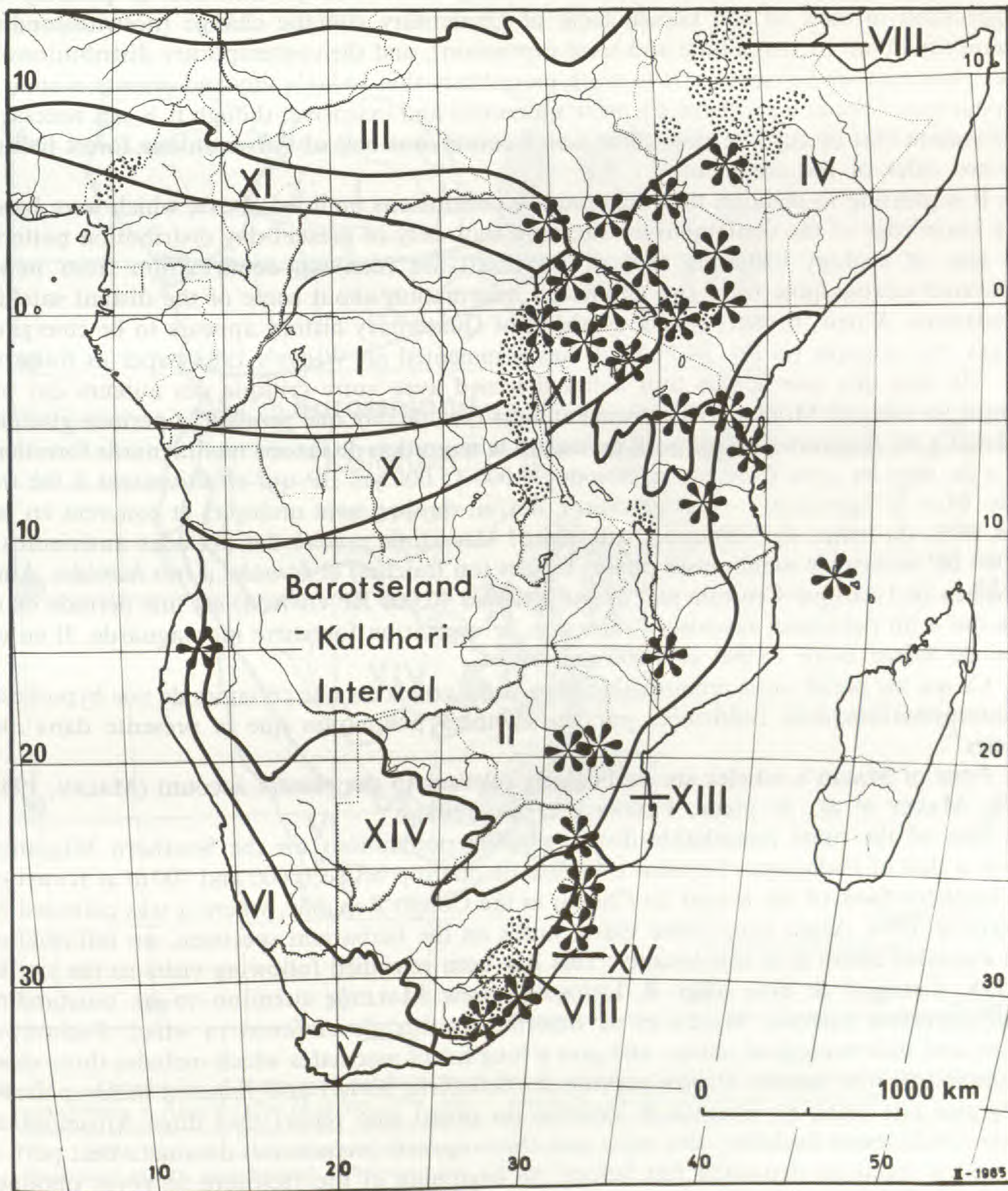


Fig. 15. — Distribution of **Strychnos mitis**, an East African linking species with outlying populations in Angola (after LEEUWENBERG, 1969, map 30, simplified and updated).

conditions, and that (*contra* LIVINGSTONE) what is in effect (in terms of migrational opportunity) a montane forest corridor actually exists today. But this is possibly an exaggeration in view of the known facts of Quaternary climatic change (notwithstanding uncertainty about its magnitude and local expression), and the contemporary distributions of other plant and animal species. It is much more likely that today's tiny and remote islands of Afromontane species were formerly more numerous and extensive, though it is not necessary to postulate that at any one time there was a continuous belt of Afromontane forest linking the two sides of the continent.

It is pleasing to mention that the tentative conclusions outlined above, which were based on a knowledge of the contemporary situation (not only of present-day distribution patterns but also of ecology including that of dispersal) are receiving confirmation from newly discovered stratigraphic facts and additional information about some of the distant satellite populations. A new, broadly based, synthesis of Quaternary history appears to be emerging. MALEY, for example (*in litt.* 24.11.1989) has commented on WHITE's 1983 paper as follows :

"Je dois dire que je suis tout à fait d'accord avec votre critique des auteurs qui ont attaqué les idées de MOREAU. Effectivement il est faux de dire que pendant la période glaciaire le climat a été toujours trop sec pour permettre la migration de taxons montagnards forestiers. On a eu trop les yeux fixés sur la période 20.000-15.000 yrs BP qui effectivement a été très aride. Mais le "glaciaire" — les glaciaires, devrait-on dire, sont multiples et couvrent en fait 80 à 90 % du temps de l'époque Quaternaire ! Une étude précise des périodes antérieures à 20.000 BP montre de nombreuses phases froides (ou fraîches) et *humides à très humides*. Ainsi le Njilien de l'Afrique Centrale (ca. 27 ou 30.000 à 40.000 BP environ) est une période de ce type qui a dû nettement favoriser l'extension de végétation forestière montagnarde. Il en est aussi de même entre 15.000 et 9.000 ans BP.

Ce qui me paraît aussi remarquable dans votre article est que certaines de vos hypothèses et interprétations sont confirmées par des données polliniques que je présente dans mes articles".

Four of MALEY's articles are particularly relevant to the present account (MALEY, 1987, 1989; MALEY et al., in press; FRÉDOUX et al., 1989).

One of the most remarkable distant-satellite populations on the Southern Migratory Track is that of *Podocarpus latifolius* on a laterite outcrop between 600 and 700 m at Kouyi on the southern flank of the massif du Chaillu in the Congo Republic, where it was collected by P. SITA in 1974. Apart from some sparse notes on the herbarium specimen, no information was available about it at this locality. This has been remedied following visits to the site by MALEY, CABALLÉ & SITA after R. LETOUZEY drew MALEY's attention to its outstanding biogeographical interest. MALEY et al. describe the islands of forest in which *Podocarpus* occurs and their ecological milieu, and give a long list of associates which includes three other Afromontane tree species, *Ocotea gabonensis, Schefflera barteri* and *Rapanea melanophloeos*. They also cite work by ELENGA & VINCENS (in press) who report that three Afromontane species *Podocarpus latifolius, Ilex mitis* and *Olea capensis* (*welwitschii*) dominate that part of the pollen spectrum deposited just before the beginning of the Holocene in cores obtained from a small depression at about 600 m in altitude on the Batéké Plateau north of Brazzaville and 300 km distant from Kouyi.

Podocarpus latifolius is also the subject of a preliminary note by FRÉDOUX et al. They record the occurrence of its pollen grains in a marine core from the Gulf of Guinea 125 km

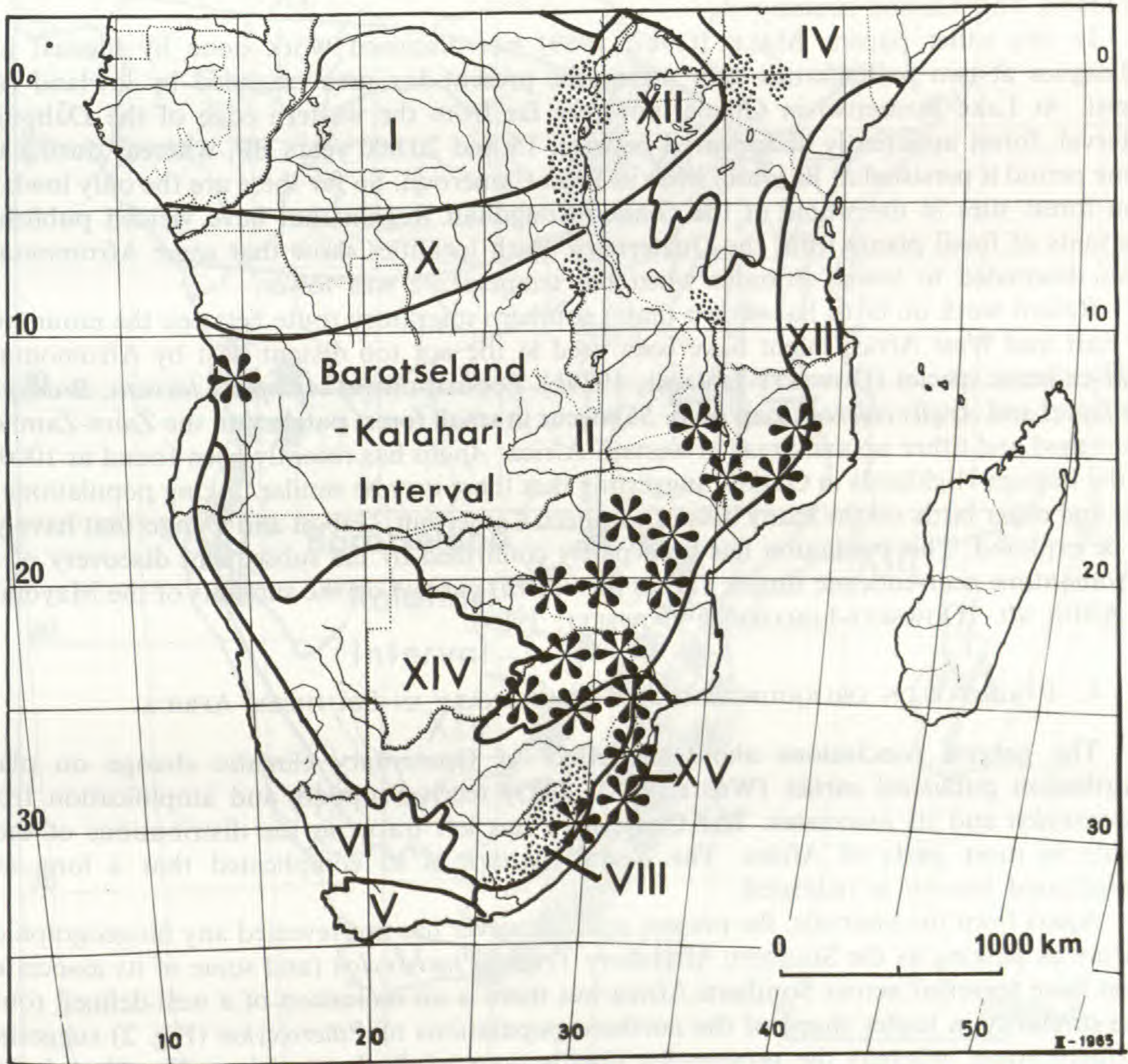


Fig. 16. — Distribution of **Heteropyxis natalensis** (including *H. dehniae*), an East African linking species with outlying populations in Angola (after MARTINS, 1976, map 1, simplified, and information in FERNANDES, 1971). — NOTE : *Heteropyxis* is the only genus in the African endemic family *Heteropyxidaceae* (see VAN WYK *in* DAHLGREN & VAN WYK, 1988). The only other species of *Heteropyxis, H. canescens*, is confined to the south-eastern Transvaal and Swaziland and its geographical distribution lies within that of *H. natalensis*

south of Abidjan. It was present throughout the isotopic stages 6 to 4 (50.000 to 150.000 BP) and was relatively abundant during the colder phases 5d and 5b. From this, they infer that *P. latifolius* was present, at that time, in the Upper Guinea highlands (where it doesn't occur today) and during the coldest phases descended to lower altitudes at several places in the Bandama and Comoe basins.

In two other papers, MALEY (1987, 1989) has discussed work done by himself and colleagues at two polliniferous sites within the present-day area occupied by lowland rain forest. At Lake Bosumtwi in Ghana, not very far from the western edge of the Dahomey Interval, forest apparently disappeared between 15 and 20.000 years BP, whereas during the same period it persisted at Barombi Mbo in West Cameroun. So far these are the only lowland rain forest sites in the whole of the Guineo-Congolian Region that have yielded published accounts of fossil plants from the Quaternary. Both localities show that some Afromontane trees descended to lower altitudes when the temperature was lower.

Recent work on birds has shown that a southern migratory route between the mountains of East and West Africa might have been used in the not too distant past by Afromontane near-endemic species (DOWSETT-LEMAIRE, 1989*b*). Populations of *Aplopelia larvata, Bradypterus lopezi* and *Apalis cinerea* (map on p. 55) occur in small forest patches on the Zaire-Zambezi watershed and other upland areas in western Africa. *Apalis* has recently been found at 1000 m in the Belinga Highlands in Gabon, suggesting that there may be similar linking populations of this and other birds on the many hills of southern Cameroun, Gabon and Congo that have yet to be explored. This prediction has been partly confirmed by the subsequent discovery of an Afromontane near-endemic thrush *Turdus* (*Zoothera*) *gurneyi* on the summits of the Mayombe at 550 m alt. (DOWSETT-LEMAIRE & DOWSETT, 1989).

C. PTAEROXYLON OBLIQUUM AND THE QUATERNARY IN SOUTHERN AFRICA.

The general conclusions about the effect of Quaternary climatic change on plant distribution published earlier (WHITE, 1981, 1983) receive support and amplification from *Ptaeroxylon* and its associates. The Quaternary has left traces in the distributions of these plants in most parts of Africa. The overall pattern is so complicated that a long and complicated history is indicated.

Apart from the intervals, the present study however has not revealed any biogeographical feature as striking as the Southern Migratory Track. *Ptaeroxylon* (and some of its associates) must have travelled across Southern Africa but there is no indication of a well-defined route. The similarity in leaflet shape of the northern populations of *Ptaeroxylon* (Fig. 2) suggests a northern route, whereas the present-day distributions of *Euclea undulata* (Fig. 6) and *Olea europaea* (Fig. 11) show that a southern route might have been possible. *Euclea divinorum* indicates (Fig. 6) a middle one at about the latitude of the Zambezi. Different species might have gone by different ways, possibly at different times or migration was possibly diffuse.

Evidence for Late Quaternary climatic change in Southern Africa (south of the Zambezi) has been recently synthesized by DEACON & LANCASTER (1988) but it is difficult to relate this information to the distribution patterns of the contemporary flora.

According to DEACON & LANCASTER, " the main aim of palaeoclimatic research is to describe variations in climate in the period beyond the range of the meteorological record. The ultimate goal is theoretical : to understand the physical causes of these variations ". Among

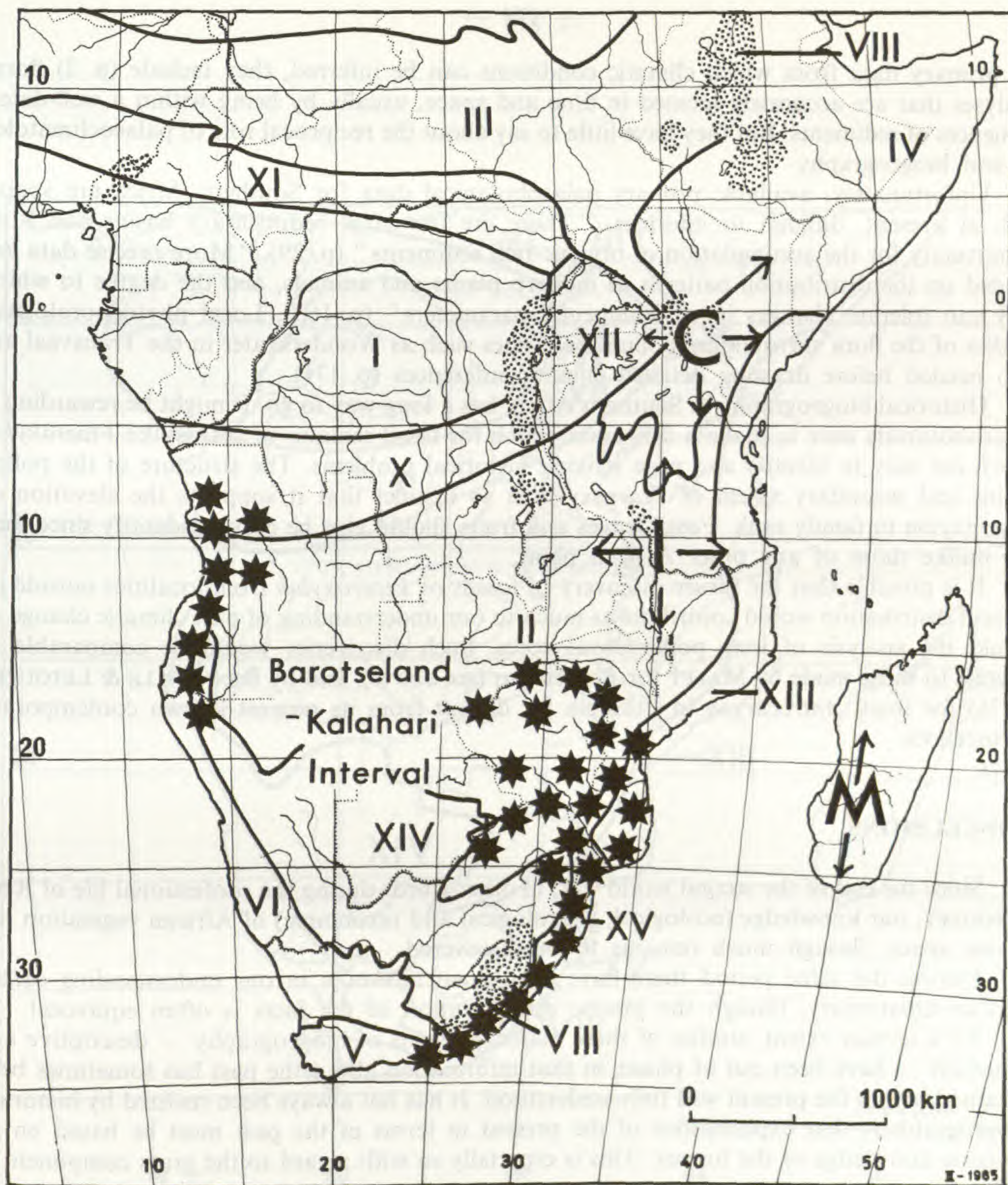


Fig. 17. — Collective distribution of cactoid tree Euphorbias in Angola and Namibia (after LEACH, 1974) and in southeast Africa south of the Zambezi (from various published sources). **I** = cactoid tree Euphorbias few in species and mostly inconspicuous in the vegetation. **C** = succulent tree Euphorbias rich in species and conspicuous in the vegetation. **M** = cactoid tree Euphorbias conspicuous in the vegetation of Southwest Madagascar, but they are not closely related to the mainland species. — NOTE : the species in Angola and Namibia are : *E. conspicua* (*candelabrum sensu* LEACH, 1981), *eduardoi, parviceps, teixeirana* and *vallaris*; those in southeast Africa are : *E. angularis, confinalis, cooperi, curvirama, evansii, excelsa, fortissima, grandidens, *ingens, keithii, lividiflora, sekuniensis, *tetrangona, *triangularis* and *zoutpansbergensis*. Species marked with an asterisk are associated with *Ptaeroxylon*. According to LEACH (1974 : 34) *E. conspicua* is possibly related to *E. lividiflora* and the East African species *E. robecchii*; *E. eduardoi* to *E. fortissima*; and *E. parviceps, teixeirae* and *vallaris* to *E. triangularis*.

the primary data from which climatic conditions can be inferred, they include (p. 2) floral analyses that are accurately located in time and space, usually by being within a well-dated sequences of sediments. But they have little to say about the reciprocal role of palaeoclimatology and biogeography.

Unfortunately, available primary palaeobotanical data for Southern Africa are sparse and, at present, difficult to interpret. "There are few large sedimentary basins and little opportunity for the accumulation of organic-rich sediments" (p. 29). "More precise data are needed on the distribution patterns of modern plants and animals, and the degree to which they can tolerate changes in environmental parameters" (p. 163). Local phytochorological studies of the flora surrounding polliniferous sites such as Wonderkrater in the Transvaal are also needed before drawing detailed climatic inferences (p. 171).

Historical biogeography in Southern Africa has a long way to go. It might be rewarding if palaeobotanists were to make a deliberate search for fossil remains of plants like *Ptaeroxylon* which are easy to identify and pose striking historical problems. The structure of the pollen grains and secondary xylem of *Ptaeroxylon* is so distinct that it supports the elevation of *Ptaeroxylon* to family rank. Fossil leaves and fruits should also be easy to identify since they are unlike those of any other African plant.

It is possible that the future discovery of fossils of *Ptaeroxylon* from localities outside its present distribution would contribute as much to our understanding of past climatic change as would the analysis of long polliniferous cores. Such discoveries would be comparable in interest to those made by MALEY for *Podocarpus* (see above), and by BONNEFILLE & LETOUZEY (1976) for fossil *Antrocaryon* in Ethiopia far distant from its nearest known contemporary occurrences.

CONCLUSIONS

Since the end of the second world war, in other words during the professional life of René LETOUZEY, our knowledge (ecological, chorological and taxonomic) of African vegetation has grown apace, though much remains to be discovered.

During the same period there have been great advances in our understanding of the African Quaternary, though the precise interpretation of the facts is often equivocal.

To a certain extent, studies of these major divisions of biogeography — descriptive and historical — have been out of phase, in that information about the past has sometimes been obtained before the present was fully understood. It has not always been realized by historical biogeographers that explanations of the present in terms of the past must be based on an intimate knowledge of the former. This is especially so with regard to the grass component in pollen diagrams.

There are welcome signs, however, that a new synthesis may be emerging. Some Quaternary workers (e.g. DEACON & LANCASTER) acknowledge the inadequacy of the currently available palaeobotanical record, and others (e.g. MALEY) have recently combined studies of contemporary vegetation with their interpretations of the stratigraphic record.

The time has come when botanists who study contemporary patterns should assert the central role of their work in historical biogeography. There is room for more active co-operation between them and those whose interest is more exclusively focussed on the past.

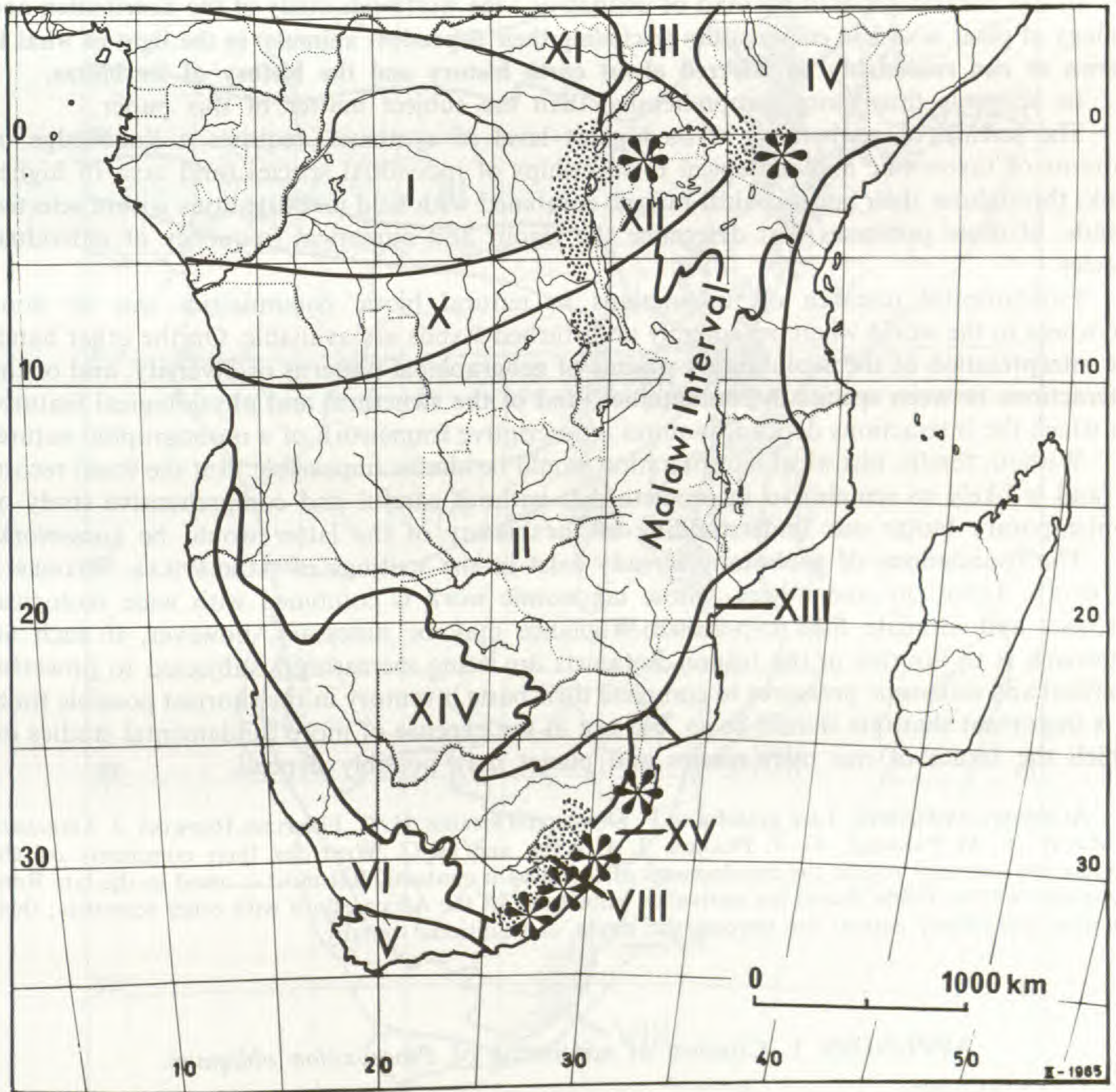


Fig. 18. — Generalized distribution of **Heywoodia lucens**, an East African linking species showing a greatly enlarged Malawi Interval (after MILNE-REDHEAD, 1957, fig. 32, simplified and updated).

Synthesis of this kind involving the results of the various specialities within biogeography might best be achieved within the framework of a revitalized and expanded science of GEOBOTANY.

In this context geobotany could be defined as : **the worldwide study of the distribution and ecology of plant taxa and communities (including their dependent animals) in the light of what is known or can reasonably be inferred about earth history and the history of its biotas.**

Its scope is thus more comprehensive than the subject matter of this paper.

The science of geobotany, at its highest level of synthesis, requires a knowledge of patterns of taxonomic and ecological relationships of individual species (and taxa of higher rank) throughout their geographical ranges, combined with field investigations within selected stands, of those processes that determine the vigour and numerical frequency of individual species.

Fundamental research on interactions in natural biotic communities can be done anywhere in the world where reasonably undisturbed stands are available. On the other hand, the interpretation of the evolutionary origins of geographical patterns of diversity, and of the interactions between species in communities, and of the structural and physiological features on which the interactions depend, requires a descriptive framework of a monographic nature.

Without fossils, historical interpretation would be almost impossible. But the fossil record is (and is likely to remain) so incomplete that without careful and comprehensive study of contemporary biotas our understanding of the history of the latter would be guesswork.

The foundations of geobotany already exist in the writings of AUBRÉVILLE, HEDBERG, LÉONARD, LETOUZEY and others, whose taxonomic work is combined with wide biological interests and intimate field experience. Vigilance may be necessary, however, if such an approach is to flourish in the future. Botanists are being increasingly subjected to powerful political and economic pressures to complete their basic inventory in the shortest possible time. It is important that this should be so, but not at the expense of more fundamental studies on which the future of our own species and planet may possibly depend.

ACKNOWLEDGEMENTS : I am grateful to F. DOWSETT-LEMAIRE, H. C. FORTUNE-HOPKINS, J. LÉONARD, J. MALEY, C. M. PANNELL, G. T. PRANCE, J. A. WEBB and R. G. WEST for their comments on the manuscript and their role in the development of the ideas it contains. But most is owed to the late René LETOUZEY who so freely shared his unrivalled knowledge of the African flora with other scientists; their interests collectively extend far beyond the limits of traditional botany.

APPENDIX 1. Citation of specimens of *Ptaeroxylon obliquum*.

One herbarium specimen (examined by me) is cited for each one-degree square in which the species is known to occur. For four additional degree squares the information given is based on my own field observations.

TANZANIA. — SE 0438 : West Usambara Mts., Sunga-Manolo, 1950 m, *Drummond & Hemsley 2774* (K).

MOZAMBIQUE. — SE 2632 : Santaca, *Gomes e Sousa 3869* (PRE, SRGH).

ZIMBABWE. — SE 2028 : Matopos Hills, Besna Kobila, *White 10067* (FHO). — SE 2031 : Ndanga Distr., Mutewe R., *Savory 501* (SRGH).

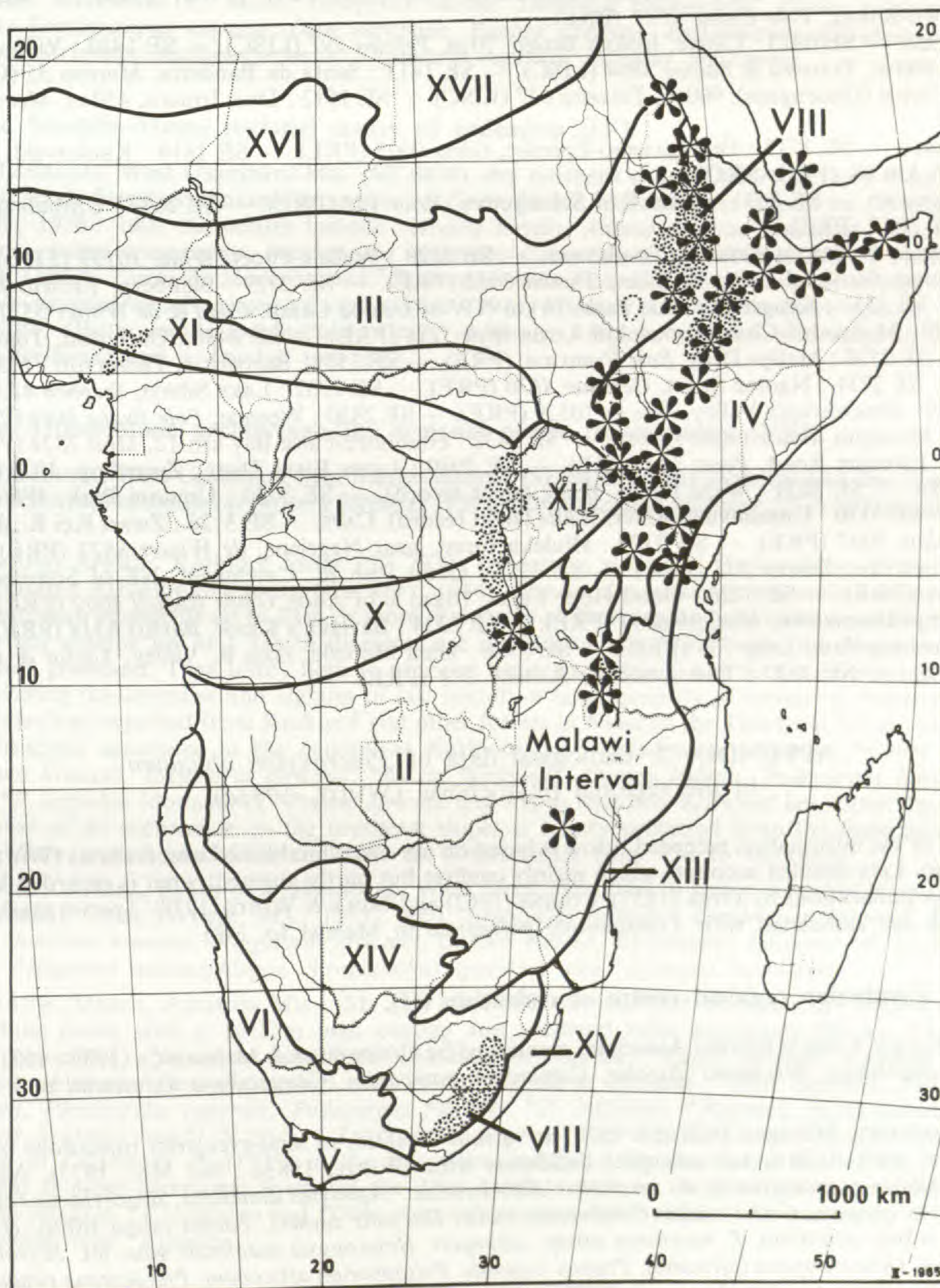


Fig. 19. — Generalized distribution of **Juniperus procera**, an Afromontane endemic species (based mainly on materials assembled for WHITE, 1983*a*). — NOTE : related species occur in the eastern Mediterranean basin and eastwards to the Himalayas (see KERFOOT & LAVRANOS, 1984).

Botswana. — SE 2027 : Sebina-Kalamakati, *Pole-Evans 3264* (FHO, PRE). — SE 2127 : Francistown-Bosoti, *Pole-Evans 3237* (PRE).

Angola. — SE 0913 : Catete, Icolo e Bengo, 70 m, *Pereira 297* (LISC). — SE 1412 : Villa Arriaga, Montipa, 800 m, *Teixeira & Santos 3864* (LISC). — SE 1413 : Santa da Bandeira, *Moreno 35* (COI). — SE 1414 : Senje (Quilengues), 900 m, *Teixeira 627* (LISC). — SE 1512 : Dois Irmaos, 450 m, *Mendes 3885* (LISC).

Namibia. — SE 1713 : Otjangasemo-Epembe, *Giess 9003* (PRE). — SE 1814 : Kaokoveld, Ohopo-Kamanjab km 88 (PRE, SRGH).

Swaziland. — SE 2631 : 16 km S of Sidvokodvo, *Prior 131* (PRE). — SE 2632 : Umbuluzi Gorge, *Culverwell 1057* (PRE).

Republic of South Africa : Transvaal. — SE 2229 : Wylie's Poort, *White 10159* (FHO). — SE 2231 : Kruger National Park, Wambia, *Theron 2612* (PRE). — SE 2329 : Blauberg, *Tscheuschner s.n.* (PRE). — SE 2331 : Kruger National Park, 24 km NW of Letaba Camp, *Codd & de Winter 5571* (PRE). — SE 2429 : Malipsdrif-Chuniespoort km 4, *van Wyk 5236* (PRE). — SE 2430 : Ohrigstad, *Young A722* (PRE). — SE 2530 : Malips Drift, *Pole Evans s.n.* (PRE). — SE 2531 : Barberton, *Thorncroft 1115* (PRE). Natal. — SE 2731 : Ngome forest, *Gerstner 4870* (PRE). — SE 2732 : Lake Sibayi, *Stephen 412* (PRE). — SE 2829 : Blauwkrantz Valley, *Acocks 10529* (PRE). — SE 2830 : Weenen, *Pole Evans 3819* (PRE). — SE 2831 : Mtunzini, *White* (sight record). — SE 2832 : Hluhluwe-False Bay km 12, *Moll 2824* (PRE). — SE 2929 : Estcourt Road, *Pentz 544* (PRE). — SE 2930 : Lions River Distr., Zwartkop, 1370 m, *Moll 1150* (PRE). — SE 3029 : Weza forest, *White* (sight record). — SE 3030 : Umdoni Park, *White* (sight record). — SE 3130 : Umtamvuna River, *White* (sight record). Cape. — SE 3126 : Zwart Kei R., Junction Farm, *Galpin 8097* (PRE). — SE 3129 : Hluleka forest, near Nggelene, *de Winter 8827* (PRE). — SE 3224 : Jansenville, *Theron 235* (PRE). — SE 3225 : Great Fish R., Catchment, NE of Somerset East, *Jenkins s.n.* (PRE). — SE 3226 : Good Hope Farm, 10 km E of Alice, *Gibbs Russell 4002* (PRE). — SE 3227 : Kingwilliamstown, *Marloth 6031* (PRE). — SE 3324 : Baviaan's Kloof, *Bayliss 6314* (PRE). — SE 3325 : Zuurberg Pass, *Long 706* (PRE). — SE 3326 : Glen Melville, Ecca R. Valley, *Taylor & Edwards 8785* (PRE). — SE 3327 : East London, *Rattray 278* (PRE).

APPENDIX 2. Ecological data of *Ptaeroxylon obliquum* in the regional phytochoria (White, 1983*a*).

Most of the information recorded below is based on my own unpublished observations (White, MS., 1973, 1976). Less detailed accounts which mainly confirm but partly augment what is recorded here can be found in publications by Dyer (1937), Comins (1962) and Moll & White (1978). Species marked with an asterisk are associated with *Ternstroemia polypetala* in Malawi (p. 148).

The Zambezian regional centre of endemism (II).

1. Angola, Little is known. Associates mentioned by Gossweiler & Mendonça (1939 : 152) include *Balanites angolensis, Berchemia discolor, Combretum camporum, Commiphora welwitschii* and *Maerua angolensis*.

2. Zimbabwe, Matopos Hills (SE 2028) at various localities in semi-evergreen rupicolous bushland and thicket with 10-20 m tall emergent deciduous trees (White, 1983*a* : 98; MS., 1973). Associates include : *Albizia tanganyicensis, A. versicolor, Aloe excelsa,* **Apodytes dimidiata, Brachylaena rotundata, Calodendrum capense, Catha edulis, Combretum molle, Dovyalis zeyheri, Euclea crispa* subsp. *crispa, E. natalensis* subsp. *acutifolia, E. racemosa* subsp. *schimperi, Heteropyxis natalensis* sens. lat. *Myrothamnus flabellifolius, Olea europaea* (*africana*), *Pappea capensis, Peltophorum africanum, Pterocarpus rotundifolius, Steganotaenia araliacea, Strychnos usambarensis, Turraea fischeri, T. floribunda, Zanthoxylum capense* and succulent tree Euphorbias.

3. Transvaal, Wylie's Poort, Soutpansberg (SE 2229), 610 m, in semi-evergreen rupicolous bushland with scattered evergreen and deciduous emergent trees 8-12 m tall (White 1983*a* : 98; MS., 1973 : 93). Associates include : *Acacia ataxacantha, A. nigrescens, Albizia amara, Calodendrum capense,*

Combretum hereroense, C. molle, Diospyros villosa, Dombeya rotundifolia, Euclea racemosa subsp. *zuluensis, Lonchocarpus capassa, Olea europaea, Pappea capensis, Peltophorum africanum, Pteleopsis myrtifolia, Strychnos madagascariensis, Tecomaria capensis, Ziziphus mucronata.*

The Somalia-Masai regional centre of endemism (IV).

4. TANZANIA, West Usambara Mts. (SE 0438), dry northern slopes, 700-960 m, in 9-15 m tall semi-evergreen scrub forest dominated by species of *Commiphora* and succulent *Euphorbia* (WHITE, 1983*a* : 117; MS., 1976 : 140). Associates include : *Acacia tortilis, Adenia globosa, Adenium obesum, Afzelia quanzensis, Azima tetracantha, Brachylaena huillensis, Commiphora spp.* (*White 11927, 11932, 11939, 11940 & 11942*), *Cussonia zimmermannii, Dalbergia melanoxylon, Euclea racemosa* subsp. *schimperi, Euphorbia candelabrum, E. cooperi, E. spp.* (*White 11945, 11946 & 11947*), *Manilkara sulcata, Newtonia hildebrandtii, Obetia radula* (*pinnatifida*), *Opilia campestris, Pappea capensis, Scorodophloeos fischeri, Turraea floribunda* and a 4 m tall tree *Aloe*.

The Afromontane archipelago-like regional centre of endemism (VIII).

5. TANZANIA, West Usambara Mts. Sunga-Manolo (SE 0438); apart from the fact that it occurs (or formerly occurred) in *Juniperus procera* forest at 1950 m (*Drummond & Hemsley 2774*) nothing apparently is known.

6. SOUTH AFRICA, Karkloof forest (SE 2930) on eastern slopes of Drakensberg, 1220-1525 m in undifferentiated Afromontane forest (RYCROFT, 1944). *Ptaeroxylon* occurs in the main canopy which is 18-24 m tall with emergents up to 27 m or more. Few trees of *Ptaeroxylon* have boles more than 60 cm in diameter but stumps up to 1.3 m in diameter are not uncommon both inside the forest and in the surrounding grassland. They testify both to previous heavy exploitation and to the destruction of forest by fire. During the seventies and eighties of last century a large quantity of timber of *Ptaeroxylon* and other species was exported from Karkloof and other forests in Natal to the Transvaal for use in the gold mines. Principal associates in the canopy at Karkloof are : *Calodendrum capense, *Celtis africana, Combretum kraussii, Kiggelaria africana, *Nuxia floribunda, Ocotea bullata, Podocarpus falcatus, *P. henkelii, *P. latifolius* (dominant), **Prunus africana* and *Vepris undulata*. Karkloof lies within the mist-belt and because of its occurrence on the southeast slopes is largely protected from the desiccating "berg winds". Mean annual rainfall in and near the forest varies from 750 to 1875 mm.

7. SOUTH AFRICA, flanks of Drakensberg; Weza forest (SE 3029) in rather disturbed 30 m tall forest with abundant *Usnea* (WHITE, MS., 1973 : 300). Associates include : *Combretum kraussii, Dalbergia obovata, Gonioma kamassi, Kiggelaria africana, Ocotea bullata, Podocarpus falcatus, *P. henkelii, *P. latifolius, *Rapanea melanophloeos, Strophanthus speciosus* and **Xymalos monospora*.

8. SOUTH AFRICA, Amatola Mts., (SE 3227) 765-1350 m, very rare in rather dry undifferentiated Afromontane forest with a 16-22 m high canopy and scattered taller emergents (STORY, 1952 : 68). Principal associates : **Apodytes dimidiata, Calodendrum capense, *Celtis africana, Curtisia faginea, *Diospyros whyteana, Dovyalis zeyheri, Ilex mitis, Kiggelaria africana, *Olea capensis, Pittosporum viridiflorum, Pleurostylia capensis, Podocarpus falcatus, *P. latifolius, *Rapanea melanophloeos, Rhus chirindensis, Scolopia mundii, S. zeyheri, Trichocladus ellipticus, Vepris undulata* and **Xymalos monospora*. According to CHALK et al. (1935) in the mountain forests of the Amatolas and of the Transkei, *Ptaeroxylon* is more commonly found in the drier habitats such as rocky ridges in association with *Podocarpus falcatus, *P. latifolius* and **Olea capensis* than in moister places characterized by *P. henkelii, Ocotea bullata* and **Xymalos*.

The Kalahari-Highveld regional transition zone (XIV). See p. 144.

The Tongaland-Pondoland regional mosaic (XV).

9. SOUTH AFRICA, Ndumu to Maputa km 23 (SE 2632), in 18 m tall "sand" forest (MOLL, 1968; MOLL & WHITE, 1978 : 582; WHITE, 1983*a* : 199; MS., 1973 : 215). Associates include : *Afzelia*

quanzensis, Albizia forbesii, Balanites maughamii, Berchemia discolor, Cassine transvaalensis, Cleistanthus schlechteri, Combretum molle, Dialium schlechleri, Erythrophleum lasianthum, Euclea natalensis subsp. *natalensis, Euphorbia grandicornis, Galpinia transvaalica, Hymenocardia ulmoides, Newtonia hildebrandtii, Podocarpus falcatus, Pteleopsis myrtifolia, Schotia brachypetala, Sclerocarya caffra, Spirostachys africana, Strychnos decussata.*

10. South Africa, near Maputa (SE 2632), 50 m alt., in 22 m tall undifferentiated forest (White, 1983*a* : 199; MS., 1973 : 220). Associates include : *Albizia adianthifolia, Balanites maughamii, *Celtis africana, Chaetacme aristata, Chrysophyllum viridifolium, Combretum kraussii, Croton sylvaticus, Dialium schlechteri, Diospyros inhacaensis, Drypetes natalensis, Euclea natalensis* subsp. *natalensis, Heywoodia lucens, Hymenocardia ulmoides, Inhambanella henriquesii, Manilkara concolor, Millettia sutherlandii, Morus mesozygia, *Olea capensis, Podocarpus falcatus, Pteleopsis myrtifolia, *Rawsonia lucida, Stangeria paradoxa, Strychnos decussata, S. mitis, Trichilia emetica, Vepris undulata, Zanthoxylum capense* and *Ziziphus mucronata.*

11. South Africa, Lebombo Range, E. of Ingwavuma (SE 2732), 305 m alt., in dense semi-evergreen bushland with stunted emergent trees up to 7 m tall (White, 1983*a* : 200; MS., 1973 : 192). Associates include : *Acacia ataxacantha, Aloe marlothii, Bauhinia galpinii, Canthium ventosum, *Celtis africana, Chaetacme aristata, Combretum apiculatum, Diospyros dichrophylla, Dombeya rotundifolia, Euclea divinorum, E. racemosa* subsp. *daphnoides, Euphorbia ingens, Galpinia transvaalica, Heteropyxis natalensis, Hippobromus pauciflorus, *Maytenus undata, Sclerocarya caffra, Sideroxylon inerme, Trichilia emetica, Turraea obtusifolia, Xeromphis rudis, Zanthoxylum capense, Ziziphus mucronata* and *Z. rivularis.*

12. South Africa, near Tugela Ferry (SE 2830), in degraded semi-evergreen bushland with scattered small emergent trees on badly eroded north-facing slope (White, MS., 1973 : 233). Associates include : *Acacia nilotica, A. tortilis, Berchemia discolor, Diospyros lycioides* subsp. *sericea, Dombeya cymosa, Euclea racemosa* subsp. *daphnoides, Euphorbia tirucalli, E. triangularis* (locally abundant), *Maerua angolensis, Opuntia sp.* (naturalized) and *Pappea capensis.*

13. South Africa, Mtunzini (SE 2831), 20 m alt. in rather open dune forest (White, MS., 1973 : 154). Associates include : *Brachylaena discolor, Diospyros lycioides* subsp. *sericea, D. villosa, *Ekebergia capensis, Gardenia thunbergii, Hyphaene coriacea, Schefflera umbellifera, Strelitzia nicolai, Turraea floribunda* and *Zanthoxylum capense.*

14. South Africa, Umdoni Park (SE 3030), 50 m alt., in 18 m tall coastal forest on Table Mountain Sandstone (White, MS., 1973 : 147). *Brachylaena discolor, Bridelia micrantha, *Celtis africana, Chaetacme aristata, Chrysophyllum viridifolium, Dahlgrenodendron natalense, Diospyros natalensis, D. scabrida, D. villosa, Euclea natalensis* subsp. *natalensis, *Halleria lucida, Harpephyllum caffrum, Protorhus longifolia, *Rapanea melanophloeos, Scolopia mundii, Strelitzia nicolai, Syzygium cordatum, Trichilia dregeana, Turraea floribunda* and *Zanthoxylum capense.*

15. South Africa, in gorge of Umzinkulu River, near Gibraltar (SE 3030), in dense semi-evergreen bushland (White, MS., 1973 : 252). Associates include : *Aloe arborescens, Bauhinia natalensis, Diospyros simii, D. villosa, Dombeya cymosa, Euclea undulata, Euphorbia tirucalli, Heteropyxis natalensis, *Nuxia floribunda, Pappea capensis, Protorhus longifolia, Tarchonanthus camphoratus* and *Tecomaria capensis.*

16. South Africa, Umtamvuma Nature Reserve (SE 3130), in rather broken forest with an irregular canopy 16-28 m high (White, MS., 1973 : 261). Associates include : *Acridocarpus natalensis, Bequaertiodendron natalense, *Celtis africana, C. gomphophylla, Chaetacme aristata, Chrysophyllum viridifolium, Cnestis natalensis, Cola natalensis, Cordia caffra, Croton sylvaticus, Dalbergia arbutifolia, D. obovata, Diospyros natalensis, *Ekebergia capensis, Entada spicata, Ficus bizanae, F. capensis, *Halleria lucida, Harpephyllum caffrum, Heywoodia lucens, Kiggelaria africana, Macaranga capensis, Millettia caffra, *Olea capensis, Oncinotis tenuiloba* (*inhandensis*), *Phyllanthus discoideus, Protorhus longifólia, Strychnos mitis, Trichilia dregeana, Vitellariopsis marginata, *Xymalos monospora.*

17. South Africa, Keiskama River Valley (SE 3327) in semi-evergreen bushland and thicket (White, MS., 1973 : 459). The main canopy is at 4-6 m, locally with a dense stocking of emergent cactoid Euphorbias up to 8-10 m tall. Associates include : *Aloe ferox* (where canopy is light), *Azima tetracantha, Boscia oleoides, Canthium obovatum, Chaetacme aristata, Calpurnia aurea, Dovyalis zeyheri, Ehretia rigida, Entada spicata, Euclea undulata, Euphorbia grandidens, E. tetragona, E. triangularis, Grewia occidentalis,*

*Heteromorpha arborescens, Homalium rufescens, Maytenus peduncularis, *M. undata, Olea europaea, Pappea capensis, Plumbago auriculata* (*capensis*), *Putterlickia pyracantha, Rhus spp., Schotia afra, S. latifolia, Tecomaria capensis* and *Vepris undulata*.

In the nearby Fish River valley (SE 3326) at altitudes between 100 and 450 m where the rainfall is only 350-500 mm *per annum, Ptaeroxylon* is one of the most abundant trees and is associated with many of the species mentioned above, as well as *Brachylaena ilicifolia, Carissa haematocarpa, Crassula ovata, Euphorbia bothae, E. pentagona* (local), *Grewia robusta, Portulacaria afra* (dominant) and *Rhigozum obovatum* (ACOCKS, 1988 : 61).

18. SOUTH AFRICA, Fort Grey Forest (SE 3327), 100 m alt. In short dry forest, 12-15 m tall (WHITE, MS., 1973 : 438). Associates include : *Brachylaena elliptica, Buxus macowanii, Calpurnia aurea, Calodendrum capense, *Cassine aethiopica, C. crocea, *Celtis africana, Chaetacme aristata, Cordia caffra, *Cussonia spicata, Dalbergia obovata, Diospyros dicrophylla, D. natalensis, D. simii, *D, whyteana, Dombeya cymosa, *Ekebergia capensis, Encephalartos altensteinii, Entada spicata, Euclea racemosa* subsp. *macrophylla, Euphorbia tetragona* (in gaps), *Ficus thonningii, Gardenia neuberia, G. thunbergia, Harpephyllum caffrum, Hippobromus pauciflorus, Linociera foveolata, Nuxia congesta, *Olea capensis, O. europaea, O. woodiana, Podocarpus falcatus* (young plants only), *Protorhus longifolia, Rhus chirindensis, Schotia latifolia, Scolopia zeyheri, Scutia myrtina, Sideroxylon inerme, Strychnos henningsii, Teclea natalensis, Tecomaria capensis, Umtiza listerana* and *Vepris undulata*.

19. SOUTH AFRICA, Alexandria forest (SE 3326), *Ptaeroxylon* is locally abundant in this forest (K. VON GADOW *pers. comm.*; ACOCKS, 1988 : 20) but there is little precise information. Rainfall is 650-800 mm *per annum* and well distributed throughout the year. The canopy varies from 8-18 m tall and most of the trees are festooned with lichens. The most abundant trees include **Celtis africana, Cordia caffra, *Olea capensis, Podocarpus falcatus, Strychnos henningsii* and *Vepris undulata*.

REFERENCES

ACOCKS, J. P. H., 1988. — Veld types of South Africa, ed. 3. *Mem. Bot. Surv. S. Afr.* 57 : 1-146.

BERG, C. C., 1977. — Revisions of African *Moraceae* (excluding *Dorstenia, Ficus, Musanga* and *Myrianthus*). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 47 : 267-407.

BONNEFILLE, R. & LETOUZEY, R., 1976. — Fruits fossiles d'*Antrocaryon* dans la vallée de l'Omo (Ethiopie). *Adansonia*, sér. 2, 16 : 65-82.

CAIN, A. S., 1944. — *Foundations of plant geography*. New York, London, Harper & Brothers, 556 p.

CHALK, L., CHATTAWAY, M. M., BURTT DAVY, J., LAUGHTON, F. S. & SCOTT, M. H., 1935. — Fifteen South African high forest timber trees. *In* L. CHALK & J. BURTT DAVY (eds.). *Forest Trees and Timbers of the British Empire* 3 : 1-103.

CHAPMAN, J. D. & WHITE, F., 1970. — *The evergreen forests of Malawi*. Oxford, Commonwealth Forestry Institute, 190 p.

COLINVAUX, P., 1987. — Amazon diversity in light of the paleoecological record. *Quaternary Science Reviews* 6 : 93-114.

COMINS, D. M., 1962. — The vegetation of the Districts of East London and King William's Town, Cape Province. *Mem. Bot. Surv. S. Afr.* 33 : 1-32.

DAHLGREN, R. & VAN WYK, A. E., 1988. — Structure and relationships of families endemic to or centred in Southern Africa. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 25 : 1-94.

DAMUTH, J. E. & FAIRBRIDGE, R. W., 1970. — Equatorial Atlantic deep-sea arkosic sands and ice-age aridity in tropical South America. *Bull. Geol. Soc. America* 81 : 189-206.

DARWIN, C., 1859. — *The origin of species by means of natural selection.* London, John Murray.

DEACON, J. & LANCASTER, N., 1988. — *Late Quaternary palaeoenvironments of Southern Africa*. Oxford, Clarendon Press, 225 p.

DE WILDE, J. J. F. E., 1968. — A revision of the species of *Trichilia* P. Browne (*Meliaceae*) on the African continent. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 68 (2) : 1-207.

DIAMOND, A. W. & HAMILTON, A. C., 1980. — The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. *J. Zool. London* 191 : 379-402.

DOWSETT-LEMAIRE, F., 1985. — The forest vegetation of the Nyika Plateau (Malawi-Zambia) : ecological and phenological studies. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 55 : 301-392.

DOWSETT-LEMAIRE, F., 1988*a*. — The forest vegetation of Mt. Mulanje (Malawi) : a floristic and chorological study along an altitudinal gradient (650-1950 m). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 58 : 77-107.

DOWSETT-LEMAIRE, F., 1988*b*. — Fruit choice and seed dissemination by birds and mammals in the evergreen forests of upland Malawi. *Rev. Ecol.* (*Terre et Vie*) 43 : 251-285.

DOWSETT-LEMAIRE, F., 1989*a*. — The flora and phytogeography of the evergreen forests of Malawi. 1 : Afromontane and mid-altitude forests. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 59 : 3-131.

DOWSETT-LEMAIRE, F., 1989*b*. — Ecological and biogeographical aspects of forest bird communities in Malawi. *Scopus* 13 : 1-80.

DOWSETT-LEMAIRE, F., 1989*c*. — Physiography and vegetation of the highland forests of eastern Nigeria, pp. 6-12 *in* R. J. DOWSETT (ed.), *A preliminary natural history survey of Mambilla Plateau and some lowland forests of eastern Nigeria*. (Tauraco Research Report No. 1).

DOWSETT-LEMAIRE, F. & DOWSETT, R. J., 1989. — *Enquête faunistique dans la forêt du Mayombe, et check-list des oiseaux et des mammifères du Congo*. (Tauraco Research Report No. 2).

DOWSETT-LEMAIRE, F. & WHITE, F., 1990. — New and noteworthy plants from the evergreen forests of Malawi. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 60 : 73-110.

DYER, R. A., 1937. — The vegetation of the divisions of Albany and Bathurt. *Mem. Bot. Surv. S. Af.*. 17 : 1-138.

ENDLER, J. A., 1982. — Pleistocene forest refuges : fact or fancy, pp. 641-657 *in* G. T. PRANCE (ed.), *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press.

FERNANDES, A., 1971. — Contribution à la connaissance du genre *Heteropyxis* Harvey. *Mitt. Bot. Staatsamml. München* 10 : 207-234.

FORBES, E., 1846. — On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles, and the geological changes which have affected their area, especially during the epoch of the Northern Drift. *Mem. Geol. Surv. Great Britain* 1 : 336-403.

FRÉDOUX, A., TASTET, J. P., MALEY, J. & GUILMETTE, C., 1989. — Caractérisation palynologique du stade isotopique 5 et présence de *Podocarpus latifolius* en Côte d'Ivoire au Pléistocène supérieur. *Premier Symposium de Palynologie Africaine*, Rabat, Maroc (Mai 1989). Résumé, 1 p.

FRIIS, I., 1983. — A synopsis of *Obetia* (*Urticaceae*). *Kew Bull.* 38 : 221-228.

GODWIN, H., 1956. — *The history of the British flora : a factual basis for phytogeography*. Cambridge University Press, 384 p.

GODWIN, H., 1975. — *Idem*. Ed. 2, 541 p.

GOSSWEILER, J. & MENDONÇA, F. A., 1939. — *Carta fitogeografica de Angola*. Luanda, Gov. Geral de Angola, 240 p.

GREEN, P. S. & WICKENS, G. E., 1989. — The *Olea europaea* complex, pp. 287-299 *in* KIT TAN (ed.), DAVIS & HEDGE Festschrift. Edinburgh University Press.

HAFFER, J., 1987. — Biogeography of neotropical birds, pp. 105-150 *in* T. C. WHITMORE & G. T. PRANCE (eds.), *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Oxford, Clarendon Press.

HEDBERG, O., 1954. — A pollen-analytical reconnaissance in Tropical East Africa. *Oikos* 5 : 137-166.

Hedberg, O., 1957. — Afroalpine vascular plants. *Symb. Bot. Ups.* 15 : 1-411.

Hedberg, O., 1964. — Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeogr. Suecica* 49 : 1-144.

Hooker, J. D., 1853. — *The botany of the Antarctic voyage of H.M. Discovery ships Erebus and Terror in the years 1839-1843*. II. *Flora Novae-Zeylandiae*. Part I. *Flowering plants*. London, Lovell Reeve.

Hooker, J. D., 1862. — On the vegetation of Clarence Peak, Fernando Po. *J. Linn. Soc. Bot.* 6 : 1-23.

Hooker, J. D., 1864. — On the plants of the temperate regions of Cameroons Mountains and islands in the Bight of Benin. *J. Linn. Soc. Bot.* 7 : 171-240.

Kerfoot, O. & Lavranos, J. J., 1984. — Studies in the Flora of Arabia X : *Juniperus phoenicea* L. and *J. excelsa* M. Bieb. *Notes R.B.G. Edinb.* 41 : 483-489.

Leach, L. C., 1974. — *Euphorbiae* succulentae Angolenses : IV. *Garcia de Orta, Bot.* 2 (1) : 32-54.

Leach, L. C., 1981. — *Euphorbia candelabrum* Welw. versus *Euphorbia candelabrum* Kotschy. *Taxon* 30 : 483-485.

Leeuwenberg, A. J. M., 1969. — The *Loganiaceae* of Africa VIII. *Strychnos* III. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 69-1 : 1-316.

Leeuwenberg, A. J. M., 1975. — The *Loganiaceae* of Africa XIV. A revision of *Nuxia* Lam. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 75-8 : 1-80.

Letouzey, R., 1967. — Présence d'un genre d'Orobanchacées d'Asie tropicale (*Aeginetia* Linn.) dans la flore d'Afrique continentale (Cameroun). *Adansonia*, sér. 2, 7 : 27-32.

Letouzey, R., 1969. — Présence au Gabon du genre *Pogonophora* Miers ex Bentham, Euphorbiacée d'Amérique du Sud tropicale. *Adansonia*, sér. 2, 9 : 273-276.

Letouzey, R., 1977*a*. — Présence de *Ternstroemia polypetala* Melchior (Théacées) dans les montagnes camerounaises. *Adansonia*, sér. 2, 17 : 5-10.

Letouzey, R., 1977*b*. — Présence du genre *Grevea* Baill. en Afrique centrale occidentale. *Adansonia*, sér. 2, 17 : 119-123.

Livingstone, D. A., 1975. — Late Quaternary climatic change in Africa. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6 : 249-280.

Livingstone, D. A., 1982. — Quaternary geography of Africa and the refuge theory, pp. 523-536 *in* G. T. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press.

Maley, J., 1987. — Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa* 18 : 307-334.

Maley, J., 1989. — Late Quaternary climatic changes in the African rain forest : forest refugia and the major role of sea surface temperature variations, pp. 585-616 *in* M. Leinen & M. Sarnthein (eds.), *Paleoclimatology and paleometeorology : modern and past patterns of global atmospheric transport*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.

Maley, J., Caballé, G. & Sita, P., in press. — Etude d'un peuplement résiduel à basse altitude de *Podocarpus latifolius* sur le flanc congolais du Massif du Chaillu. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. Etude de la pluie pollinique actuelle. *In* D. Schwart & R. Lanfranchi (eds.), *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique* (Trav. & Doc. ORSTOM).

Martins, E. S., 1976. — *Heteropyxis dehniae* Suesseng. em Angola, nova área de distribuicão. *Garcia de Orta, Bot.* 3 : 51-52.

Milne-Redhead, E., 1957. — *Heywoodia lucens* Sim, a tree new to tropical Africa. *Bull. Jard. Bot. Etat* 27 : 327-333.

Moll, E. J., 1968. — Some notes on the vegetation of Mkuzi Game Reserve. *Lammergeyer* 8 : 25-30.

Moll, E. J. & White, F., 1978. — The Indian Ocean Coastal Belt, pp. 561-598 *in* M. J. A. Werger (ed.), *Biogeography and ecology of Southern Africa*. The Hague, Junk.

MOREAU, R. E., 1933. — Pleistocene climatic changes and the distribution of life in East Africa. *J. Ecol.* 21 : 415-435.

MOREAU, R. E., 1966. — *The bird faunas of Africa and its islands.* London, New York, Academic Press, 424 p.

PAIVA, J. A. R., 1972. — New and little known species from the Flora Zambesiaca area. XXII. Notes on *Inuleae*. 1. *Tarchonanthinae*. *Bol. Soc. Brot.*, sér. 2, 46 : 353-384.

PANNELL, C. M. & WHITE, F., 1988. — Patterns of speciation in Africa, Madagascar and the tropical Far East : regional faunas and cryptic evolution in vertebrate-dispersed plants. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 25 : 639-659.

RYCROFT, B., 1944. — The Karkloof forest Natal. *J. S. Afr. For. Ass.* 11 : 14-25.

SEYANI, J. H., 1982. — *A taxonomic study of Dombeya Cav. (Sterculiaceae) in Africa with special reference to species delimitation.* Unpublished thesis, Oxford University.

STORY, R., 1952. — A botanical survey of the Keiskammahoek District. *Mem. Bot. Surv. S. Afr.* 27 : 1-84.

STYLES, B. T. & WHITE, F., 1989. — Three new species and a new combination in *Turraea* (*Meliaceae*). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 59 : 255-258.

VAN DER MERWE, J. J. M., VAN WYK, A. E. & KOK, P. D. F., 1988. — *Dahlgrenodendron*, a remarkable new genus from Natal and Pondoland. *S. Afr. J. Bot.* 54 : 80-88.

WHITE, F., 1962. — Geographic variation and speciation in Africa with particular reference to *Diospyros*. *Systematics Association Publ.* 4, *Taxonomy and geography* : 71-103.

WHITE, F., 1976. — The underground forests of Africa : a preliminary review. *Gardens Bull.* (Singapore) 29 : 55-71.

WHITE, F., 1978*a*. — The Afromontane Region, pp. 463-513 *in* M. J. A. WERGER (ed.), *Biogeography and ecology of Southern Africa.* The Hague, Junk.

WHITE, F., 1978*b*. — The taxonomy, ecology and chorology of African *Ebenaceae*. I. The Guineo-Congolian species. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 48 : 245-358.

WHITE, F., 1978*c*. — *Ebenaceae*. *Distrib. Pl. Afr.* 14 : 440-494.

WHITE, F., 1979. — The Guineo-Congolian Region and its relationships to other phytochoria. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 49 : 11-55.

WHITE, F., 1981. — The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. *Afr. J. Ecol.* 19 : 33-54.

WHITE, F., 1983*a*. — *The vegetation of Africa : a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa.* Paris, Unesco, 356 p.

WHITE, F., 1983*b*. — Long-distance dispersal and the origins of the Afromontane flora. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg* 7 : 87-116.

WHITE, F., 1984. — African elements in the flora of S. Tomé : variation and taxonomy of some "nomads" and "transgressors". *Garcia de Orta, Bot.* 6 : 187-202.

WHITE, F., 1986. — The taxonomy, chorology and reproductive biology of southern African *Meliaceae* and *Ptaeroxylaceae*. *Bothalia* 16 : 143-168.

WHITE, F., 1988*a*. — The taxonomy, ecology and chorology of African *Ebenaceae*. II. The non-Guineo-Congolian species of *Diospyros* (excluding sect. *Royena*). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 58 : 325-448.

WHITE, F., 1988*b*. — *Ebenaceae*. *Distrib. Pl. Afr.* 36 : 1191-1223.

WILMOTT, A. J., 1930. — Concerning the history of the British flora. *Mém. Soc. Biogéogr.* 3 : 163-193.

WULFF, E. V., 1943. — *An introduction to historical plant geography.* Waltham, Mass., Chronica Botanica, 223 p.

UNPUBLISHED SOURCES :

WHITE, F., 1973. — *Iter africanum* 1973. Kenya, Zambia, Zimbabwe, South Africa : botanical field notes : 560 p. (bound typescript).

WHITE, F., 1976. — *Iter Africanum* 1975-1976. Kenya and Tanzania : botanical field notes : 263 p. (bound typescript and manuscript).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 187-190.

Une espèce nouvelle de *Malleastrum* (*Meliaceae*) de Madagascar

J.-F. LEROY & M. CHEEK

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Malleastrum, M. sepaliferum*, se distinguant aisément par des caractères originaux dans le genre, à savoir le calice membraneux à lobes foliacés de grande taille et des bractéoles linéaires très longues.

Summary : Description of a new species of *Malleastrum, M. sepaliferum*, easily distinguished by characters unusual for the genus : a membranaceous calyx with large leaf-like lobes, and very long linear bracteoles.

Jean-François Leroy, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Martin Cheek, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, England.

Le genre *Malleastrum* fut établi par l'un de nous (J.-F. LEROY) en 1964, par ségrégation du genre *Cipadessa* sect. *Malleastrum* Baillon (1874). Les statuts d'une première série de 11 espèces de Madagascar, dont une présente aussi aux Comores, furent alors publiés. Par la suite F. R. FOSBERG décrivit une espèce nouvelle d'Aldabra. Compte tenu du matériel en collection un grand nombre d'espèces nouvelles restait à publier, ce que J.-F. LEROY annonçait à l'époque et une autre série est maintenant en cours de publication. Une première note de cette série faisant connaître 3 espèces a paru récemment (LEROY, 1989). L'espèce remarquable, qui fait l'objet du présent article, avait retenu l'attention de J.-F. LEROY par certains caractères très affirmés (calice membraneux à lobes foliacés de grande taille, bractées linéaires très longues, ovaire à 4(-5) loges) et un nom lui avait été donné *in herbario* (*M. sepaliferum*) dès 1964.

Indépendamment, M. CHEEK ayant eu l'occasion, en 1988, de pouvoir étudier des échantillons de cette espèce provenant de Nosy Mangabe, l'a aussi reconnue comme nouvelle; une étude avait même été rédigée, par ses soins, en vue de publication. D'un commun accord, nous avons décidé, en conséquence, de nous associer pour publier cette nouvelle espèce sous l'appellation qui lui avait été donnée en 1964.

Le matériel étudié récemment par M. CHEEK a été collecté, en février 1988, par G. SCHATZ, du Missouri Botanical Garden, en compagnie de J. et S. DRANSFIELD, D. SIMPSON et M. STANIFORTH des Royal Botanic Gardens, Kew. Malheureusement, bien qu'un grand nombre de parts aient été faites, beaucoup ont été attaquées par des moisissures (*fide* G. SCHATZ) et seulement une petite quantité de matériel a pu être sauvée, une partie sous la numérotation de M. CHEEK. L'espèce a été retrouvée depuis, dans la même localité, en fleurs (mai 1988) et en fruits (janvier 1989), ces derniers étant remarquables par leur pilosité.

Malleastrum sepaliferum J.-F. Leroy & Cheek, *sp. nov.* — Fig. 1.

Foliola 3-5(-7) nervatione bene notata. Flores comparate multi in fasciculos cymosos breves dispositi. Ovarium 4-(5)-loculare. Fructus tomentosus; semina testa dura. Species notabilis bracteis longissimis, calycis lobis foliaceis membranaceis valde evolutis, pilis sparsis instructis.

Arbuste de 1-3 m ou arbre de 8-10 m de hauteur. Rameaux à écorce grisâtre, à crêtes longitudinales peu élevées, éparpillées, finement pubescents à petits poils courts, adultes glabres à lenticelles claires, ovales, peu visibles; jeunes à lenticelles non manifestes ± circulaires, couverts de poils atteignant 0,5 mm. Feuilles à 3-5-7 folioles, la dernière plus développée, de 8-15 × 6-12 cm. Folioles à limbe chartacé, largement à étroitement elliptique à légèrement ové, arrondi-obtus à atténué subacuminé particulièrement sur les plus longues folioles au sommet, aigu à décurrent à la base, de 2,5-7(-10) × 1,3-3(-4) cm, légèrement révoluté, parfois ondulé sur les bords, glabre sauf sur la nervure médiane et à petits poils courts dressés en dessous sur les nervures secondaires, vert ± foncé brillant en dessus, plus pâle et mat en dessous, à ponctuations pellucides rares. Nervure primaire plate en dessus à légèrement proéminente. Nervures secondaires nombreuses, 12-14 paires, et réticulum finement marqué des deux côtés. Pétiole canaliculé en dessus, convexe en dessous, de 0,6-3 cm, courtement pubescent; pétiolule pubescent, plat en dessus, convexe en dessous, de ca. 0,75 × 1-12 mm, plus long dans les folioles terminales.

Inflorescences cymeuses, pauciflores, groupées par 1-5 à l'aisselle des feuilles terminales et des bractées au sommet des rameaux; pédoncules généralement aplatis dorsiventralement, de 14-26 × 1,5 × 0,5 mm, pubescents, parfois à lenticelles claires, elliptiques, lisses, ca. 0,2 × 0,1 mm. Bractées et bractéoles linéaires, de 1,75-5 × 0,3-0,5 mm, velues à poils raides, épars. Boutons largement elliptiques, enveloppés par le calice. Fleurs de 4-5 mm, à pédicelles verts, ± épais, de 1-3 × 1,5-2 mm, articulés, velus. Calice vert, membraneux, en coupe haute de 1,5 mm, large de 2,5-3 mm, parsemé de poils raides apprimés ou dressés, glabre intérieurement; 5-(6) lobes foliacés, remarquablement développés, longuement triangulaires aigus, hauts de 2-5 mm, larges de 0,75-1,5 mm à la base. Corolle à 5 pétales blancs, valvaires rédupliqués, réfléchis vers l'arrière à l'anthèse, largement elliptiques, cucullés au sommet, de 4-4,7 × 1,5-1,8 mm, glabrescents vers le sommet sur la côte médiane et la marge, glabres intérieurement, papilleux sur les bords. Etamines 10, à filets longs de 2,5 mm, soudés sur 1/2 ou 2/3 de leur longueur en un tube staminal cylindrique, campanulacé, large de 2,5 mm, glabre extérieurement, velu hirsute intérieurement sur la partie libre des filets terminée par des appendices ± égaux, filiformes, parfois tortillés au sommet de 1-1,8 mm, souvent plus longs que les anthères, glabres, papilleux; anthères jaunes, elliptiques, de 1,1 × 0,4 mm, mucronulées au sommet, glabres, parfois à poils épars. Pistil atteignant ± les anthères, haut de 2,6 mm, large de 1,8 mm à la base, pourvu de très longs poils jaunes soyeux longs de 0,6-0,8 mm; ovaire conique-trigone, de 1,2 × 1,2 mm, à 4-(5) loges biovulées, les ovules superposés; style droit, glabre sauf à la base, haut de 1 mm, de 0,2 mm de diamètre; tête du style subglobuleuse, de 0,3 × 0,5 mm; stigmate petit, obscurément 4-lobé, de 0,1 mm de diamètre, déprimé au centre.

Fruit subglobuleux, généralement terminé en pointe déjetée au sommet, de 1-1,5 cm de diamètre, densément tomenteux à poils longs épars et poils courts plus denses; calice persistant. Péricarpe épais de 0,7 mm. Graines, 1-3, une par loge, subangulaires, marron foncé,

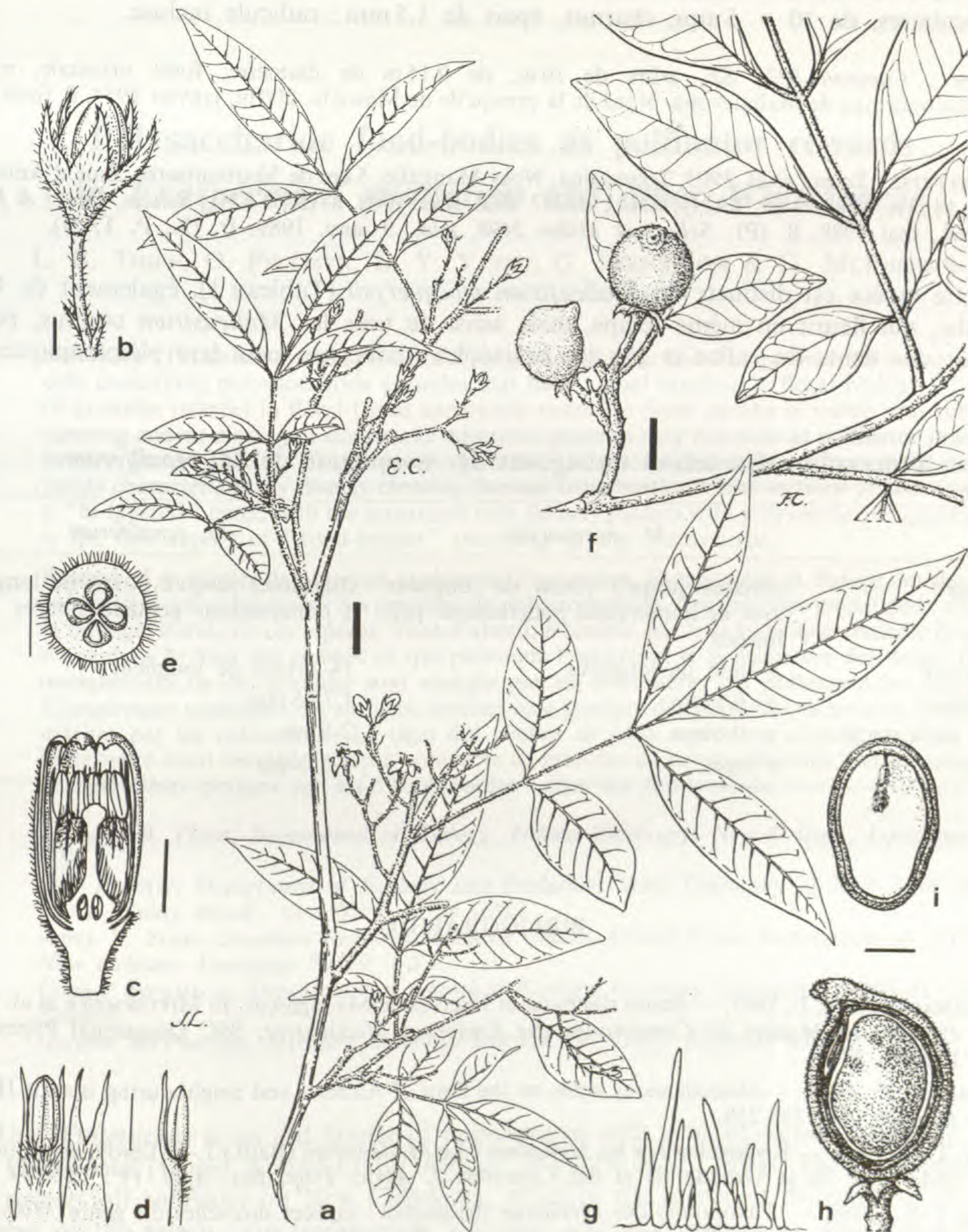


Fig. 1. — **Malleastrum sepaliferum** J.-F. Leroy & Cheek : **a**, rameau inflorescentiel ; **b**, bouton jeune ; **c**, CL bouton ; **d**, anthères et appendices, vue interne et profil ; **e**, CT ovaire ; **f**, rameau fructifère ; **g**, trichome du fruit grossi ; **h**, fruit ouvert avec une graine entière en place ; **i**, CL graine. (a, *Cheek B1307* ; b-e, *Capuron 8875 SF* ; f-i, *Schatz & Miller 2498*). Echelles : a, f = 1 cm ; b-c, h-i = 2 mm ; d-e = 1 mm. — Dessins de E. CATHERINE, Kew (a) ; J. LEMEUX, Paris (b-e) ; F. CROZIER, Paris (f-i).

à testa dur de 0,4 mm d'épaisseur. Embryon à cotylédons plan-convexes, elliptiques-suborbiculaires, de 10 × 5 mm, charnus, épais de 1,5 mm; radicule incluse.

TYPE : *Capuron 8875 SF*, arbre de 10 m, de 0,15 m de diamètre, forêt orientale, massif Ambohitsitondroina de Mahalevona, Nord de la presqu'île de Masoala, 200 m, janvier 1954, fl. (holo-, P; iso-, P).

PARATYPES : *Schatz et al. 1903*, Toamasina, Nosy Mangabe, 5 km de Maroantsetra, Baie d'Antongil, 0-330 m, 14 févr. 1988, fl. (P, TAN); *Cheek B1307, ibid.*, févr. 1988, fl. (K, TAN); *Schatz, Lowry & Floret 2342, ibid.*, mai 1988, fl. (P); *Schatz & Miller 2498, ibid.*, 9 janv. 1989, fr. (K, P, TAN).

Cette espèce est distincte du *Malleastrum mocquerysii* (Tableau 1), également de Nosy Mangabe, qui fleurit en même temps, mais aussi de tous les *Malleastrum* connus, par la longueur des dents du calice et par les bractéoles (caractères peut-être pléiotropiques).

TABLEAU 1 : Caractères distinguant *M. mocquerysii* de *M. sepaliferum*.

	M. mocquerysii	*M. sepaliferum*
FOLIOLES	coriaces jusqu'à 15 cm de longueur avec de nombreuses ponctuations pellucides	chartacées jusqu'à 10 cm de longueur, à ponctuations pellucides rares
PÉDONCULE	3-7 mm de longueur	14-26 mm de longueur
BRACTÉOLE	± 0,5 mm	1,75-5 mm
DENTS DU CALICE	± 0,5 mm	2-5 mm
OVAIRE	3 loges	4-5 loges

BIBLIOGRAPHIE

ANDRIAMAMPIANINA, J., 1987. — Statut des parcs et réserves de Madagascar. *In* MITTERMEIER et al. (Eds.), *Priorités en Matière de Conservation des Espèces à Madagascar*, SSC Occasional Paper N° 2, IUCN : 27-30.

FOSBERG, F. R., 1974. — Miscellaneous notes on the flora of Aldabra and neighbouring islands III. *Kew Bull.* 29 (2) : 255-258.

LEROY, J.-F., 1964. — Recherches sur les *Meliaceae* : Le *Malleastrum* (Baill.) J.-F. Leroy, genre nouveau endémique de la Grande Ile et des Comores. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 11 : 127-149.

LEROY, J.-F., 1989. — Taxonomie des *Meliaceae* malgaches : espèces nouvelles du genre *Malleastrum* (Baillon) J.-F. Leroy. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér, 11, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 397-402.

PENNINGTON, T. D. & STYLES, B. T., 1975. — A generic monograph of the *Meliaceae*. *Blumea* 22 (3) : 49-540.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 191-197.

Polysaccharide food-bodies as pollinator rewards in *Exospermum stipitatum* and other *Winteraceae*

L. B. Thien, O. Pellmyr, L. Y. Yatsu, G. Bergstrom & G. McPherson

Summary : Petals of several species of *Zygogynum*, *Bubbia* and *Exospermum* (*Winteraceae*) have cells containing polysaccharide granules that have a dual function in floral biology. Hydrolysis of granules (starch) in floral tissue apparently results in rapid uptake of water with subsequent opening and/or closing of flowers. In addition, granules may function as pollinator rewards for beetles. In one species, *Exospermum stipitatum*, the rose-purple inner surface of the outermost petals characteristically display chewing damage from beetles. Cross sections of this tissue show a "bi-layered" petal, with the innermost cells densely packed with polysaccharide granules. This is the first report of "food-bodies" occurring in the *Winteraceae*.

Résumé : Les pétales de plusieurs espèces de *Zygogynum*, *Exospermum* et *Bubbia* ont des cellules spécialisées qui contiennent des granules de polysaccharides. Ces granules jouent deux rôles dans la biologie florale de ces espèces. Tout d'abord, il semble que leur hydrolyse contrôle la quantité d'eau dans le tissu des pétales, ce qui provoque l'ouverture et la fermeture des fleurs. De plus, quelques-uns de ces granules sont mangés par les coléoptères qui pollinisent les fleurs. Chez *Exospermum stipitatum*. les surfaces internes rose pourpre des pétales externes sont typiquement mâchés par les coléoptères. Le tissu des pétales de cette espèce est disposé en deux assises, l'intérieure étant remplie de façon compacte de granules de polysaccharides. Cette étude est une des premières portant sur les "food-bodies" chez les *Winteraceae*.

Leonard B. Thien, Department of Biology, Tulane University, New Orleans, Louisiana 70118, USA.
Olle Pellmyr, Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, New York 11794, USA.
Larry Y. Yatsu, Southern Regional Research Center, United States Department of Agriculture, New Orleans, Louisiana 70179, USA.
Gunnar Bergstrom, Department of Chemical Ecology, Goteborg University, S-400 33 Goteborg, Sweden.
Gordon McPherson, Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri 63166, USA.

The *Winteraceae* is an old family of angiosperms with a fossil record extending to the early Cretaceous (Upper Aptian-Lower Albian; Walker et al., 1983). The 28-30 species of *Winteraceae* (all endemic) on New Caledonia, which is the center of distribution of extant members of the family, are traditionally classified into four genera — *Belliolum, Bubbia, Exospermum* and *Zygogynum* (Smith, 1943; but see Vink, 1985 for a different opinion).

In *Zygogynum* (Carlquist, 1981), *Belliolum* (Carlquist, 1983) and *Exospermum* (Carlquist, 1982), the rapid opening of flowers is accompanied by a swelling of petals and stamens. Carlquist (1982) suggested that the opening of the flowers is a result of uptake of water resulting from the hydrolysis of starch, yielding soluble sugars that change the osmotic

potential. This study describes the presence of polysaccharide granules in the cells of the petals of open flowers for several members of the *Winteraceae*, with special emphasis on their role as food-bodies for pollination in *Exospermum stipitatum* (Baillon) Tieghem ex Pilger. They are also discussed in relation to CARLQUIST's (1982) hypothesis of floral opening in the *Winteraceae*.

MATERIALS AND METHODS

The tree *Exospermum stipitatum* occurs throughout the tropical forest of central and northern New Caledonia (MORAT et al., 1984). Observations were made on, and floral material was collected from, a large population of *E. stipitatum* on Mt. Panié (alt. 325-400 m) in November and December, 1983 and 1986. In this population, most *E. stipitatum* exceeded 20 m in height, but only the lowermost flowers could be collected using a telescoping pole clipper (ca. 8 m in length). A total of 15 flowers from 8 trees were collected; some additional petals were collected from fallen flowers below trees in 1986. A voucher from the population is deposited in the Missouri Botanical Garden (*McPherson 5929*). Insects collected from the flowers were pinned or preserved in 70 % alcohol.

Floral material of *Zygogynum bicolor* Tieghem was collected at 950 m on Plateau de Dogny (*McPherson 5873*) and for *Z. baillonii* Tieghem at 800 m on Mt. Dzumac (*McPherson 5833*). Flowers of *Z. pomiferum* subsp. *pomiferum* (Baillon) Vink were obtained on Mt. Do at 850 m (*Thien 300*), and flowers of *Z. vieillardii* Baillon were collected at 800 m on Prokoméo (*McPherson 6020*). Flowers of *Bubbia pauciflora* (E. G. Baker) Dandy were collected from plants on Mt. Panié at 550 m (*McPherson 5928*). Entire flowers or floral parts were fixed in FAA and/or a fixative of 2 % glutaraldehyde/0.5 m caccodylate, pH 7.0. In the laboratory, subsamples (ca. 2 mm^2) were excised from the specimens and serially dehydrated in a graded series of aqueous ethanols, placed into acetone, and embedded in Spurr's epoxy resin. Alternating thick thin-sections were cut with a diamond knife on a Sorvall Porter-Blum Mt-2 ultramicrotome and dried onto glass slides. The sections were stained with a 1 % aqueous solution of basic fuchsin and/or periodic acid-Schiff's (PAS), following JENSEN (1962).

RESULTS AND DISCUSSION

The flowering season of *E. stipitatum* spans 3-4 months during which individual trees produce a few flowers per day. The floral structure (SAMPSON & TUCKER, 1978) consists of a shallow cup-shaped calyx which encloses the bud during a very early stage in floral development. There are 12-15 petals (usually yellow) in 3-4 tetramerous whorls, with the reflexed outermost rose-purple on the inner surface essentially functioning as sepals (Fig. 1). The numerous stamens have an unordered phyllotaxis (ENDRESS, 1987*a*, 1987*b*); the 4-8 carpels are free, or nearly so, and tightly appressed in the protogynous flowers (SAMPSON & TUCKER, 1978).

The flowering process is similar to that of *Zygogynum* (THIEN, 1980). The flowers are functional for two days, with the female phase (stigmas receptive) exhibited on the first day, and the male phase (anther dehiscence) on the following day. The four outermost petals open

permanently on the first day, while the inner petals remain closed, forming a chamber (Fig. 1). The remaining petals open on the second day. Throughout anthesis, a floral odor is produced (THIEN et al., 1985), which evidently acts as a primary attractant for the insects (PELLMYR, THIEN & BERGSTROM, 1989). Ten of the 15 flowers of *E. stipitatum* collected from the 8 plants contained a total of 26 beetles (*Palontus exospermii, Curculionidae*) inside the closed chamber formed by the inner petals. All the flowers containing beetles displayed chewing damage on parts of the inner surface of the outermost petals (Fig. 1); in two flowers, large portions of the petals were eaten. None of the flowers displayed any damage to the carpels. Sections of floral buds prepared just prior to opening by CARLQUIST (pers. comm.) show petals and stamens rich in starch grains. He assumed that the starch is hydrolyzed yielding sugars in solution, thus affecting the osmotic potential resulting in an inflow of water. It is interesting to note that CARLQUIST (pers. comm.) failed to find starch in the carpels. As noted, no flowers of



Fig. 1. — First day (female phase) flower of **Exospermum stipitatum**. The arrow indicates a portion of the inner surface (the food-body) of an outer petal eaten by beetles (× 2).

Exospermum displayed any damage to the carpels, possibly because the tissue lacked starch (see YOUNG, 1986 for a discussion of various factors affecting tissue damage by beetles).

Cross sections of the outermost petals of *E. stipitatum* revealed a "bi-layered" tissue, with the layers differing in density of granules in the cells (Fig. 2, 3 and 4; see also CARLQUIST, 1982). The cells nearest the adaxial surface were densely packed with granules (Fig. 2); these granules stained with basic fuchsin and PAS, which indicated that they contain polysaccharides. These polysaccharide-rich cells were eaten by the beetles (Fig. 2, 3 and 4). Cells in the lower portion of the petals (Fig. 4) also contain the polysaccharide granules but at a lower density; these cells were also eaten.

Cross sections of the outermost petals of *Zygogynum bicolor, Z. baillonii, Z. pomiferum* subsp. *pomiferum* and *Bubbia pauciflora* revealed the presence of uniformly distributed polysaccharide granules at a lower density similar to the abaxial portion of the petals in *E. stipitatum.* In contrast, the outermost petals of *Z. vieillardii* lacked the polysaccharide granules altogether. Thus, the outer petals of *E. stipitatum* display a specialized anatomical condition not found in other species investigated in the *Winteraceae.* It seems plausible that the polysaccharide granules in open flowers represent a specialized condition derived from the proposed original function of starch in floral movements. These remaining starch granules serve an important role in the plant-pollinator interaction.

In floral biology, the term food-bodies usually denotes tissue that is eaten by pollinating insects, particularly beetles, although vertebrate pollination systems may also show this floral characteristic (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). VAN DER PIJL (1960) suggested that such energy-rich tissue near the sporangia may have been a means of pollinator attraction in the flowers of early angiosperms (see also EAMES, 1961). In flowers, food-bodies may occur as modified tips of stamens, staminodia, or petals (*Calycanthus,* GRANT, 1950), carpellary appendages (*Victoria amazonica* (Poepp.) Sowerby, PRANCE & ARIAS, 1975), or basal regions of petals (*Asimina obovata* (Willd.) Nash, NORMAN & CLAYTON, 1986; *Cymbopetalum* (the entire inner surface of the petal) SCHATZ, 1987; other genera of *Annonaceae,* GOTTSBERGER, 1977, 1989). Inflorescences of plants may also possess food-bodies important in floral biology; an example is the smooth and waxy inside surface of bracts in *Cyclanthus bipartitus* Poiteau (BEACH, 1982). In some instances the term food-bodies has been incorrectly applied to other types of structures because of error in interpretation of their biological function; for example, "food-bodies" has been applied to glandular hairs on staminodia of *Eupomatia* that secrete sticky substances attractive to beetles (EAMES, 1961). These hairs are almost collapsed at the time of entry of insects (the beetles do eat the protein-rich staminodia; HAMILTON, 1898; ENDRESS, 1984; WOODLAND, 1982).

The food-bodies of flowers pollinated by beetles may be rich in lipids or protein and starch (BEACH, 1982; RICKSON, 1979; YOUNG, 1986) or in carbohydrates. In *Asimina obovata* (*Annonaceae*), the basal portions of the inner petals have food-bodies that are corrugated, wine red, and produce a small volume of sweet exudate (NORMAN & CLAYTON, 1986). This tissue, which is eaten by beetles, shows little starch when stained with iodine but contains over 50 % carbohydrate. SCHATZ (1987) also reports the presence of food-bodies at the base of inner petals in many species of *Annonaceae* pollinated by beetles in Central America.

The small (2-3 mm) beetles extracted from the floral chambers of *E. stipitatum* were identified as members of *Palontus exospermii* (*Coleoptera*; *Curculionidae, Endaeini*; KUSCHEL, 1989). This new genus consists of 11 species, all but one from the main island of New

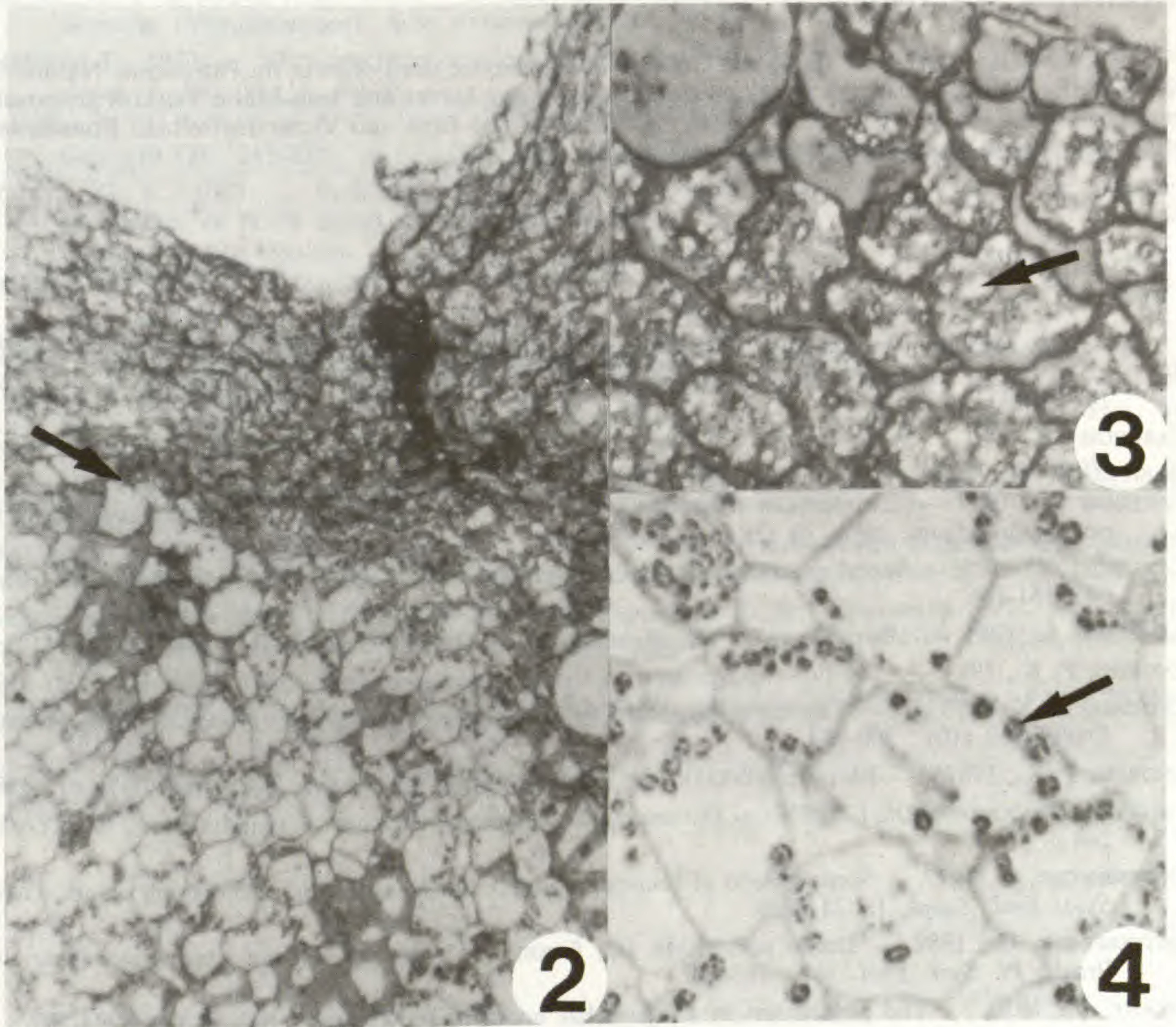


Fig. 2-4. — Cross sections of outer petal of **Exospermum stipitatum** : **2**, bi-layered outer petal with arrow marking boundary of the food-body (layer of cells with the higher density of granules). The V-shaped area (top) was caused by beetles partially eating the food-body (× 90) ; **3**, cells of food-body with (arrow) high density of polysaccharide granules (ca. × 400) ; **4**, cells of abaxial portion of outer petal with (arrow) polysaccharide granules (low density), (× 400).

Caledonia and one species from the Loyalty Islands. Host records include *Nothofagus* and *Epacridaceae*. The larvae are not known, but closely related genera have larvae that eat flowers, leaf-buds, or new leaves. We have sought larvae in all floral parts of *Exospermum* but have not been successful. It should be noted that the Endaeine genus *Elleschiodes* not only pollinates its host, *Eupomatia*, but also produces larvae that develop in the androecial remains (ARMSTRONG, *pers. comm.*).

ACKNOWLEDGMENTS : We thank the Director of the Service des Forêts et du Patrimoine Naturel in New Caledonia for permission to work on the island. Tanguy JAFFRÉ and Jean-Marie VEILLON graciously provided advice and research facilities within ORSTOM. The Erna and Victor Hasselblad Foundation provided a grant making the research possible.

BIBLIOGRAPHY

BEACH, J. H., 1982. — Beetle pollination of *Cyclanthus bipartitus* (*Cyclanthaceae*). *Amer. J. Bot.* 69 (7) : 1074-1081.

CARLQUIST, S., 1981. — Wood anatomy of *Zygogynum* (*Winteraceae*); field observations. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 3, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 281-292.

CARLQUIST, S., 1982. — *Exospermum stipitatum* (*Winteraceae*) : Observations on wood, leaves, flowers, pollen, and fruit. *Aliso*. 10 (2) : 277-289.

CARLQUIST, S., 1983. — Wood anatomy of *Belliolum* (*Winteraceae*); field observations. *J. Arnold Arbor.* 64 : 161-166.

EAMES, A. J., 1961. — *Morphology of the angiosperms*. McGraw-Hill Book Co., New York, 518 p.

ENDRESS, P. K., 1984. — The flowering process in the *Eupomatiaceae*. *Bot. Jahrb. Syst.* 104 : 297-319.

ENDRESS, P. K., 1987*a*. — The early evolution of the angiosperm flower. *Trends in Ecology and Evolution* 2 (10) : 300-304.

ENDRESS, P. K., 1987*b*. — Floral phyllotaxis and floral evolution. *Bot. Jahrb. Syst.* 108 (2/3) : 417-438.

FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L., 1979. — *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New York, 244 p.

GOTTSBERGER, G., 1977. — Some aspects of beetles pollination in the evolution of flowering plants. *Plant Syst. Evol. Suppl.* 1 : 211-226.

GOTTSBERGER, G., 1989. — Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona spp.* (*Annonaceae*) in Brazil. *Pl. Syst. Evol.* 167 : 165-187.

GRANT, V., 1950. — The pollination of *Calycanthus occidentalis*. *Amer. J. Bot.* 37 (4) : 294-297.

HAMILTON, A. G., 1898. — On the fertilization of *Eupomatia laurina* R. Br. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 22 : 48-55.

JENSEN, W. A., 1962. — *Botanical histochemistry*. W. .H. Freeman and Co., San Francisco, 408 p.

KUSCHEL, G., 1990. — Some weevils from *Winteraceae* and other hosts from New Caledonia. *Tulane Studies in Zool. and Bot.* 27 (2) : 29-47.

MORAT, Ph., VEILLON, J. M. & MACKEE, H. S., 1984. — Floristic relationships of New Caledonian rain forest phanerogams, 71-128. *In* T. RADOVSKY, P. RAVEN and S. SOHMER (eds.), *Biogeography of the tropical Pacific. Assoc. of Syst. Coll. and B.P. Bishop Museum Special Publ.* 72. Hawaii.

NORMAN, E. M. & CLAYTON, D., 1986. — Reproductive biology of two Florida pawpaws *Asimina obovata* and *A. pygmaea* (*Annonaceae*). *Bull. Torr. Bot. Club* 113 (1) : 16-22.

PELLMYR, O., Thien, L. B. & BERGSTROM, G., *in press.* — Pollination of New Caledonian *Winteraceae* : Opportunistic shifts or parallel radiation with their pollinators? *Submitted manuscript to Pl. Syst. and Evol.*

VAN DER PIJL, L., 1960. — Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. *Evol.* 44 (4) : 403-416.

PRANCE, G. T. & ARIAS, J. R., 1975. — A study of the floral biology of *Victoria amazonica* (Poepp.). Sowerby (*Nymphaeaceae*). *Acta Amazonica* 5 (2) : 109-139.

RICKSON, F., 1979. — Ultrastructural development of the beetles food tissuse of *Calycanthus* flowers. *Amer. J. Bot.* 66 (1) : 80-86.

SAMPSON, F. B. & TUCKER, S. C., 1978. — Placentation in *Exospermum stipitatum* (*Winteraceae*). *Bot. Gaz.* 139 (2) : 215-222.

SCHATZ, G. E., 1987. — Pollination systems in neotropical *Annonaceae*, p. 274. *In*, W. Greuter, B. Zimmer & H. D. Behnke (eds.), *Abstracts XIV International Botanical Congress.* Botanical Museum Berlin-Dahlem.

SMITH, A. C., 1943. — Taxonomic notes on the Old World species of *Winteraceae*. *J. Arnold Arbor.* 24 (2) : 119-164.

THIEN, L. B., 1980. — Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica* 12 : 1-13.

THIEN, L. B., BERNHARDT, P., GIBBS, G. W., PELLMYR, O., BERGSTROM, G., GROTH, I. & MCPHERSON, G., 1985. — The pollination of *Zygogynum* (*Winteraceae*) by a moth, *Sabatinca* (*Micropterigidae*) : An ancient association? *Science* 227 : 540-543.

VINK, W., 1985. — The *Winteraceae* of the Old World V. *Exospermum* links *Bubbia* to *Zygogynum*. *Blumea* 31 : 39-55.

WALKER, J. W., BRENNER, G. J. & WALKER, A. G., 1983. — *Winteraceae* pollen in the Lower Cretaceous of Israel : Early evidence of a Magnolialean angiosperm family. *Science* 220 : 1273-1275.

WOODLAND, P. S., 1982. — *Studies in the genus Eupomatia R. Br. (Eupomatiaceae) : morphology, anatomy and embryology*. M. Sc. Thesis, Dept. of Botany, University of New England, Armidale, N.S.W., Australia, 373 pp.

YOUNG, H. J., 1986. — Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (*Araceae*). *Amer. J. Bot.* 73 (6) : 931-944.

[illegible], O., Thien, L. B., Bergström, G. & Groth, I., 1990. — Pollination of New Caledonian Winteraceae: opportunistic shifts or parallel radiation with their pollinators? [illegible]

[illegible], 1969. — [illegible]

Prance, G. T. & Arias, J. R., 1975. — A study of the floral biology of Victoria amazonica (Poepp.) Sowerby (Nymphaeaceae). *Acta Amazonica* 5 (2): 109-139.

[illegible], 1972. — [illegible]

[illegible], 1982. — [illegible] 139 (2): 213-222.

[illegible], 1985. — [illegible]

Smith, A. C., 1943. — Taxonomic notes on the Old World species of Winteraceae. *J. Arnold Arbor.* 24 (2): 119-164.

Thien, L. B., 1980. — Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica* 12: 1-13.

Thien, L. B., Bernhardt, P., Gibbs, G. W., Pellmyr, O., Bergström, G., Groth, I. & McPherson, G., 1985. — The pollination of Zygogynum (Winteraceae) by a moth, Sabatinca (Micropterigidae): An ancient association? *Science* 227: 540-543.

Vink, W., 1985. — The Winteraceae of the Old World. V. Exospermum links Bubbia to Zygogynum. *Blumea* 31: 39-55.

Walker, J. W., Brenner, G. J. & Walker, A. G., 1983. — Winteraceous pollen in the Lower Cretaceous of Israel: early evidence of a Magnolialean angiosperm family. *Science* 220: 1273-1275.

[illegible], 1982. — [illegible] (Winteraceae) [illegible] N.S.W., Australia, 171 pp.

[illegible], 1984. — [illegible] 571-[illegible].

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 199-203.

Additions aux *Orchidaceae* du Vanuatu

N. HALLÉ

Résumé : Notes additionnelles et critiques aux "Orchids of Vanuatu" de LEWIS & CRIBB. Un genre nouveau pour cet archipel, *Pterostylis*, et une série de noms vernaculaires relevés sur des spécimens de l'herbier de Paris, accroissent notre connaissance de la flore orchidologique de ces îles.

Summary : Additional and critical notes to "Orchids of Vanuatu" from LEWIS & CRIBB. A new genus for this archipelago, *Pterostylis*, and a series of vernacular names taken from the Paris herbarium complement our knowledge of the orchid flora of these islands.

Nicolas Hallé, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

On connaît, depuis 1989, la composante orchidologique de la flore du Vanuatu. Dans leur ouvrage « Orchids of Vanuatu », B. LEWIS & P. CRIBB ont catalogué 69 genres et 158 espèces. Dès à présent quelques compléments peuvent être apportés et quelques rectifications suggérées.

I. COMPLÉMENTS À L'INVENTAIRE FLORISTIQUE

ESPIRITU SANTO, ajouter : *Epipogium roseum* (D. Don) Lindley (en accord avec la citation, *in* LEWIS & CRIBB, de la récolte de J. RAYNAL) ; *Spathoglottis unguiculata (id.*, cit. CABALION) ; *Dendrobium kietaense* Schltr. (cit. CABALION).

MALLICOLO, ajouter : *Habenaria novaehiberniae* Schltr. (cit. HALLÉ) ; *Malaxis lunata* (Schltr.) Ames (cit. HALLÉ) ; *Dendrobium macrophyllum* A. Rich. (*N. Hallé RSNH 6416*, P !).

ERROMANGO, ajouter : *Oberonia imbricata* (Blume) Lindley (*Green RSNH 134A*, K !) ; *Flickingeria comata* (Blume) Hawkes (*Green 1346B*, K !) ; *Bulbophyllum longiscapum* Rolfe (*Hoock s.n.*, 11.1974, P !).

VATÉ, ajouter : *Oeceoclades pulchra* (Thouars) Clements & Cribb (*fide* GUILLAUMIN : *Levat s.n.*, MPU) ; *Pterostylis ophioglossa* R. Br. (cf. *infra*).

TANNA, ajouter : *Oeceoclades pulchra* (Thouars) Clements & Cribb (*Schmid 3622*, NOU !).

PENTECÔTE, ajouter : *Pedilochilus hermonii* Cribb & B. Lewis (*Morat 5209*, P !).

ANATOM, ajouter : *Nervilia aragoana* Gaud. (cit. HOOCK) ; *Oberonia heliophila* (Reichenb. f.) Reichenb. f. (*Morrison s.n.*, 18.6.1896, fr., K !) ; *Dendrobium platygastrium* Reichenb. f. (*Hoock s.n.*, 11.1974, P !) ; *Taeniophyllum fasciola* (G. Forst.) Reichenb. f. (*Hoock s.n.*, P !).

Ces additions ne modifient pas de façon sensible les rapports que l'on peut calculer entre le nombre d'espèces présentes dans chaque île et sa surface. Ces rapports obtenus permettent de distinguer trois groupes d'îles :

1er groupe : Iles paraissant riches en Orchidées, mais aussi sans doute mieux prospectées, avec 1 espèce pour 2 à 10 km² : Ambae, Anatom, Pentecôte et Vanua Lava.

2e groupe : Iles paraissant moyennement riches en Orchidées et (ou) au moins moyennement prospectées, avec 1 espèce pour 12 à 20 km² : Erromango, Tanna, Vaté.

3e groupe : Iles relativement pauvres en Orchidées, ou plus vraisemblablement trop peu prospectées, avec 1 espèce pour 25 à 60 km² : Ambrym, Epi, Gaua, Maewo, Mallicolo, Santo.

II. DÉCOUVERTE À VATÉ DU *PTEROSTYLIS OPHIOGLOSSA* R. Br.

Le préambule ci-dessus situe la découverte que nous avons faite en juin 1980 de la présence, dans l'île de Vaté, de *Pterostylis ophioglossa* R. Br. Une belle récolte a alors été déterminée et déposée en bonne et due place dans l'herbier de Paris où elle est classée depuis cette date :

J. P. Blanchon 870, Vaté, route de Forari, près de Rentabao, sur roches coralliennes, juillet 1964.

Ce matériel est particulièrement intéressant car rares sont les Orchidées qui s'accommodent d'un tel substrat, souvent proche de la côte, où la salinité due aux embruns peut être un obstacle.

Cette récolte de Blanchon, parfaitement conspécifique avec des matériaux de la Nouvelle-Calédonie, se compose de 4 spécimens florifères et uniflores, de 95 à 158 mm de longueur en herbier. Les auteurs des « Orchids of Vanuatu », qui ont relevé en avril 1989 et fait connaître toutes mes déterminations d'Orchidées néohébridaises à l'herbier de Paris, ont omis de consulter les matériaux du genre *Pterostylis*.

Le genre *Pterostylis* est principalement d'Australie, Nouvelle-Zélande et Nouvelle-Guinée; il compte 60 espèces (Mabberley, 1987), dont 3 espèces en Nouvelle-Calédonie. *Pterostylis ophioglossa* R. Br. y est la plus abondante des trois : elle a été récoltée du Nord au Sud de la Grande Terre ainsi qu'à l'Ile des Pins. Les altitudes de récolte sont bien échelonnées entre 5 et 1300 m, avec une fréquence plus grande entre 800 et 1100 m. Les stations proches du littoral ne sont pas rares : Plum et Baie des Pirogues, 5 m; Ouen Toro, Nouméa, 20 m; Ile des Pins, 100 m. La nature rocailleuse des stations a été notée; l'espèce y fleurit d'avril à début d'août; des fruits ont été récoltés en septembre. Au Vanuatu, de nouvelles récoltes sont à souhaiter.

III. NOMS VERNACULAIRES

Lewis & Cribb ont fait connaître 9 noms vernaculaires concernant 10 espèces d'Orchidées du Vanuatu, relevés essentiellement à l'herbier de Kew. Cette série n'a pas été complétée par le relevé qui pouvait être fait dans l'herbier de Paris. Les noms publiés ne se réfèrent expressément ni à des îles ni à des dialectes, ce qui est pourtant important, compte tenu de la diversité des peuplements humains. Les noms des botanistes responsables de ces données ne sont pas non plus indiqués. Dans les listes ci-dessous nos références aux espèces sont données, entre parenthèses, avec les numéros d'ordre de Lewis & Cribb.

a) Nouvelles données.

Corymborkis veratrifolia (Reinw.) Blume (2.1) :
Espiritu Santo : Kariabilaen Talamala (*Bourdy 286*) ; Ekakalulu (*Bourdy 1113*) ; Karia Planata Lamala, langue Meri (*Suprin 355*).
Gaua : Wutgor (*Bourdy 927*).
Pentecôte : Kaultsineng (*Aubert de la Rüe s.n.*).
Epi : Bankelep (*Sam Chanel 347*).

Calanthe triplicata (Willemet) Ames (27.3) :
Pentecôte : Soak-bilanbat-kulkul (*Aubert de la Rüe s.n.*).

Coelogyne macdonaldii F. Muell. & Kraenzl. (30.2) :
Pentecôte : Washispuku (*Aubert de la Rüe s.n.*).

Phreatia hypsorhynchos Schltr. (43.2) :
Espiritu Santo : Pulpul-Nuu (*Cabalion 2813*).

Phreatia matthewsii Reichenb. f. (43.3) :
Erromango : Umai-Ogor (*Cabalion 3020*).

Glomera montana Reichenb. f. (46.1) :
Pentecôte : Sipalil (*Cabalion 2554*).

Glomera papuana Rolfe (46.2) :
Espiritu Santo : Uruta-Vivich-Au (*Cabalion 2803*).

Glossorhyncha macdonaldii Schltr. (47.1) :
Erromango : Metan-Utnimpol (*Bourdy 228*).
Espiritu Santo : Nalum-Earu (*Cabalion 2815*).

Dendrobium macrophyllum A. Rich. (49.3) :
Erromango : Utnipol-Nimpol (*Bourdy 176*).

Dendrobium mooreanum Lindley (49.4) :
Espiritu Santo : Notaivaia (*Cabalion 2889*) ; Utai-Vaa (*Cabalion 2759*).

Dendrobium calcaratum A. Rich. (49.8) :
Pentecôte : Walele-bi : mat (*Cabalion 2604*).
Espiritu Santo : Ous-medic-o, langue Piamatsina (*Cabalion 748*).

Dendrobium rarum Schltr. (49.10) :
Pentecôte : Sipalil, langue Apma (*Cabalion 777*).
Tanna : Korwisyèl (*J. Raynal RSNH 16170*).

Dendrobium biflorum (G. Forst.) Sw. (49.22) :
Erromango : Naovat Aowat (*Bourdy 220*).
Pentecôte : Ships-Hiptawüan (*Aubert de la Rüe s.n.*).

Dendrobium kietaense Schltr. (49.24) :
ERROMANGO : Wutnimpol, langue Sie (*Cabalion 2147*).
ESPIRITU SANTO : Asturu-Habika (*Cabalion 455*).

Robiquetia bertholdii (Reichenb. f.) Schltr. (62.1) :
MALLICOLO : Natan-miopo, loc. Lenbong-bong (*Bourdy 813*).

b) INDEX DES NOMS VERNACULAIRES (* Noms repris de LEWIS & CRIBB).

Asturu-Habika (49.24)
Bankelep (2.1)
Ekakalulu (2.1)
*Evére (29.3)
Kariabilaen Talamala (2.1)
Karia Planata Lamala, langue Meri (2.1)
Kaultsineng (2.1)
*Korwisyèl (49.10)
*Kworriyziwèr (49.12)
Metan-Utnimpol (47.1)
Nalum-Earu (47.1)
Naovat Aowat (49.22)
Natan-miopo, loc. Lenbong-bong (62.1)
*Natapak (27.3)
*Nëré vudhvékar (2.1)
Notaivaia (49.4)
*Orvum-nge-nompull (41.3)
Ous-medic-o, langue Piamatsina (49.8)
Pulpul-Nuu (43.2)
Ships-Hiptawüan (49.22)
Sipalil, langue Apma (46.1 ; 49.10)
Soak-bilanbat-kulkul (27.3)
*Tuku (49.21 ; 49.28)
*Tupaida (46.1)
Umai-Ogor (43.3)
Uruta-Vivich-Au (46.2)
Utai-Vaa (49.4)
*Ute-melme-pohl (32.3)
Utnipol-Nimpol (49.3)
Walele-bi : mat (49.8)
Washispuku (30.2)
Wutgor (2.1)
Wutnimpol, langue Sie (49.24)

IV. DOUBLONS

Dans l'intérêt des utilisateurs de l'ouvrage de LEWIS & CRIBB, nous ne pouvons passer sous silence, outre d'assez nombreuses coquilles qui affectent des numéros d'herbiers, la présence de 33 doublons de détermination : il s'agit de mêmes numéros de récoltes cités sous plusieurs espèces ou genres différents (doublons congénériques ou hétérogénériques). Une excellente méthode informatique dont nous avons bénéficié, grâce à l'aide de M^me^ H. FALAISE, Ingénieur de Recherche, nous a permis d'en dresser la liste exhaustive :

Bernardi 12980 (10.1 et 28.3)
Bernardi 13346 (37.1 et 52.8)
Bourdy 155 (49.25 et 49.26)
Bourdy 190 (43.2 et 55.1)
Bourdy 966 (40.5 et 41.3)
Bregulla 3 (49.9 et 52.6)
Bregulla 13 (35.1 et 36.1)
Bregulla 17 (49.18 et 49.20)
Cabalion 1530 (31.1 et 36.1)
Cabalion 2768 (35.1 et 36.1)
Cabalion 2889 (49.3 et 49.4)
Cheesman RBGK 5 (25.1 et 43.3)
Cheesman 12 (14.2 et 19.1)
Green RSNH 1160 (20.4 et 20.5)
Green RSNH 1295 (49.25 et 49.26)
Green RSNH 1357 (49.25 et 49.26)
Hallé RSNH 6376 (65.1 et 68.1)
Hallé RSNH 16380 (12.1 et 32.4)

Im Thurn 329 (49.26 et 49.27)
Im Thurn 330 (49.26 et 49.27)
Im Thurn 352 (55.1 et 62.1)
MacKee 19, légendes fig. (32.4 et 52.10)
Morat 6034 (32.1 et 32.6)
Morrison RBGK 62 (20.2 et 21.1)
Morrison RBGK 129 (20.2 et 20.3)
Raynal RSNH 16226 (49.10 et 56.1)
Raynal RSNH 16237 (49.3 et 49.5)
Raynal 16268 (43.3 et 43.6)
Raynal RSNH 16380 (32.3 et 32.4)
Raynal RSNH 16424 (12.1 et 14.2)
Raynal RSNH 16601 (49.13 et 49.14)
Sam CSV 76 (5.2 et 7.1b)
Wheatley 42 (40.1 et 46.1)

RÉFÉRENCES

HALLÉ, N., 1977. — *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 8, Orchidacées. Muséum natn. Hist. nat., Paris, 566 p., 218 pl.

HALLÉ, N., 1986. — Les élatères des *Sarcanthinae* et additions aux *Orchidaceae* de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 8, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 215-239, 9 pl.

LEE, K. E. et al., 1974. — *Royal Society and Percy Sladen Expedition to the New Hebrides 1971. Collection Data*. The Royal Society, London, 77 p.

LEWIS, B. & CRIBB, P., 1989. — *Orchids of Vanuatu*. Royal Botanic Gardens, Kew, 171 p., 33 fig., 8 pl.

MABBERLEY, D. J., 1987. — *The plant-book. A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press, Cambridge, 707 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 205-208.

Validation of five family names in the *Magnoliophyta*

J. L. REVEAL & R. D. HOOGLAND

Summary : Names for five families of flowering plants are validly published : *Asteropeiaceae, Heloseaceae, Simmondsiaceae, Stylocerataceae* and *Xanthophyllaceae*.

Résumé : Validation du nom de cinq familles de plantes à fleurs : *Asteropeiaceae, Heloseaceae, Simmondsiaceae, Stylocerataceae* et *Xanthophyllaceae*.

James L. Reveal, Department of Botany, University of Maryland at College Park, Maryland, USA 20742-5815.
Ruurd D. Hoogland, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Names for five families of flowering plants now in use have not been validly published. We hereby validate the names.

Asteropeiaceae (Szyszylowicz) Takhtajan ex Reveal & Hoogland, *fam. et stat. nov.*

BASIONYM : *Theaceae* trib. *Asteropeieae* SZYSZYLOWICZ *in* ENGLER & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III, 6 : 181 (1893). Type : *Asteropeia* Du Petit-Thouars.

This name was originally proposed by TAKHTAJAN (1954 : 89) who failed to provide a Latin description or diagnosis. DOSTÁL (1957 : 199) proposed the name again, basing it on the above basionym, but as he failed to provide a full and direct reference to it, the name was invalid (Art. 33.2; GREUTER et al., 1988). TAKHTAJAN (1980, 1986, 1987) has continued to use the name.

Heloseaceae (Schott & Endlicher) van Tieghem ex Reveal & Hoogland, *fam. et stat. nov.*

BASIONYM : *Balanophoraceae* trib. *Helosieae* SCHOTT & ENDLICHER, Melet. Bot. 11 (1832). Type : *Helosis* L. C. Richard.

TAKHTAJAN (1987) used the name *Latraeophilaceae* Leandor do Sacramento ex Saint-Hilaire (1837), a *nom. nud.* published in synonymy. In 1990 he took up for this family the name *Helosidaceae*, attributing it to BULLOCK (1958). VAN TIEGHEM (1897*a, b, c*) proposed Helosacées, and while BULLOCK latinized the name he stated (p. 3) that he was not validating any of the family names in his paper. We propose here the more correct orthography *Heloseaceae*.

Simmondsiaceae (Mueller Argoviensis) van Tieghem ex Reveal & Hoogland, *fam. et stat. nov.*

BASIONYM : *Buxaceae* trib. *Simmondsieae* MUELLER ARGOVIENSIS *in* A. P. DE CANDOLLE, Prodr. 16 (1) : 9, 22 (1869). Type : *Simmondsia* Nuttall.

The name was originally proposed by VAN TIEGHEM (1898 : 103) as Simmondsiacées, *nom. inval.* (Art. 18.4), and while VON POST & KUNTZE (1903 : 714) latinized the name, they cited it in synonymy thus leaving it invalid [Art. 34.1(c)]. When TAKHTAJAN (1954 : 86) proposed the name he gave no Latin description nor a reference to a previously published one. DOSTÁL (1957 : 217) took up the name, attributed it to TAKHTAJAN and made an indirect reference to VAN TIEGHEM and MUELLER ARGOVIENSIS, but he failed to give a full and direct reference to either; his name too was invalid (Art. 33.2).

Simmondsiaceae is commonly recognized today (e.g., CRONQUIST, 1981; TAKHTAJAN, 1987; DAHLGREN, 1990).

Stylocerataceae (Pax) Baillon ex Reveal & Hoogland, *fam. et stat. nov.*

BASIONYM : *Buxaceae* trib. *Stylocereae* PAX *in* ENGLER & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III, 5 : 132, 134 (1892). Type : *Styloceras* Kunth ex A. H. L. de Jussieu.

When BAILLON (1858 : 665) proposed the name (as Stylocerées) he used an invalid name (Art. 18.4) and in addition failed to provide a description, rendering it a *nom. nud.* VON POST & KUNTZE (1903 : 714) corrected the orthography and cited the name in synonymy under *Buxaceae*. AIRY SHAW (1966 : 1086; 1973 : 1114) took up the name but failed to validate it, as did TAKHTAJAN (1986 : 320; 1987 : 77).

Xanthophyllaceae (Chodat) Gagnepain ex Reveal & Hoogland, *fam. et stat. nov.*

BASIONYM : *Polygalaceae* trib. *Xanthophylleae* CHODAT *in* ENGLER & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III, 4 : 329, 343 (1896). Type : *Xanthophyllum* Roxburgh.

The family name was first established by GAGNEPAIN (1908 : 241) and used again by him several times since (1909 : 242; 1922 : 20; 1939 : 217; 1944 : 70), always as Xanthophyllacées; in each instance the name was invalid (Art. 18.4). ERDTMAN (1952 : 353) established the Latin orthography but as he considered the name a synonym it remained invalid [Art. 34.1(c)]. DOSTÁL (1957 : 220) accepted the name, credited it to GAGNEPAIN (giving the date as 1910) and gave an indirect indication to the tribe *Xanthophylleae* proposed by CHODAT. BULLOCK (1958 : 35) listed the name in its latinized form, but as the stated (p. 3) that he was not validating any of the family names in his paper, and there was no reference to a previously published Latin description anyway, the name remained invalid. STAFLEU & COWAN (1979 : 803), in listing the contents of the Flore Générale de l'Indo-Chine, corrected the orthography and made a direct reference to the 1909 and 1939 uses of the name. They did not validate the name as they did not give a direct reference to a basionym or to a previously published Latin description

(Art. 36.1). CRONQUIST (1981 : 778) took up the name, credited it to GAGNEPAIN (1909), but also failed to validate it.

This is Scientific Article A-6072, Contribution No. 8235, of the Maryland Agricultural Experiment Station. Work on the nomenclature of plant families is supported, in part, by a National Science Foundation grant BSR-8812816 to JLR.

REFERENCES

AIRY SHAW, H. K., 1966; 1973. — *A dictionary of the flowering plants and ferns*. 7th and 8th ed., Cambridge University Press, Cambridge.

BAILLON, H. E., 1858. — *Etude générale du groupe des Euphorbiacées*. Victor Masson, Paris.

BULLOCK, A. A., 1958. — Indicis nominum familiarum angiospermarum prodromus. *Taxon* 7 : 1-35.

CRONQUIST, A., 1981. — *An integrated system of classification for flowering plants*. Columbia University Press, New York.

DAHLGREN, G., 1990. — The last dahlgrenogram. System of classification of the dicotyledons. *In* K. TAN (ed.), *Plant taxonomy, phytogeography and related subjects : The Davis & Hedge festschrift*. University Press, Edinburgh.

DOSTÁL, J., 1957. — *Botanicka nomenklatura*. Nakladatelstvi, Prague.

ERDTMAN, O. G. E., 1952. — *Pollen morphology and plant taxonomy : Angiosperms*. The Chronica Botanica, Waltham, Massachusetts.

GAGNEPAIN, F., 1908. — Contribution à la connaissance des *Xanthophyllum*. *J. Bot. (Morot)*, ser. 2, 1 : 241-253.

GAGNEPAIN, F., 1909. — Xanthophyllacées. *Fl. Indo-Chine* 1 : 242-247.

GAGNEPAIN, F., 1922. — *Clef analytique et synoptique des familles des plantes vasculaires décrites dans la Flore Générale de l'Indo-Chine*. Paris. (Extrait de la Revue Scientifique du Bourbonnais et du Centre de la France, Année 1922).

GAGNEPAIN, F., 1939. — Xanthophyllacées. *Fl. Indo-Chine*, Suppl. 1 : 217-224.

GAGNEPAIN, F., 1944. — Introduction. *Fl. Indo-Chine*, Tome Prélim. : 5-155.

GREUTER, W. et al. (eds.), 1988. — International code of botanical nomenclature. *Regnum Veg*. 118 : 1-328.

POST, T. VON & KUNTZE, O., 1903. — *Lexicon generum phanerogamarum*. Deutsche Verlags-Anstalt, Stuttgart.

SAINT-HILAIRE, A. F. C. P. DE, 1837. — Description du nouveau genre *Archimedea*. *Ann. Sci. Nat. Bot*., sér. 2, 7 : 31-33.

STAFLEU, F. A. & COWAN, R. S., 1979. — Taxonomic literature-II. Volume II : H-Le. *Regnum Veg*. 98 : 1-991.

TAKHTAJAN, A. L., 1954. — *Proiskhozhdenie pokruitosemennuikh rastenii*. Nauka, Moscow.

TAKHTAJAN, A. L., 1980. — Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev. (Lancaster)* 46 : 225-359.

TAKHTAJAN, A. L., 1986. — *Floristic regions of the world*. University of California Press, Berkeley.

TAKHTAJAN, A. L., 1987. — *Systema magnoliophytorum*. Nauka, Leningrad.

TAKHTAJAN, A. L., 1990. — *Mystropetalaceae* — a new family of the order Balanophorales. *Bot. Zurn. (Moscow & Leningrad)* 75 : 697-698.

TIEGHEM, P. VAN, 1897*a*. — Sur les phanérogames à ovule sans nucelle formant le groupe des Innucellées ou Santalinées. *Bull. Soc. Bot. France* 43 : 543-577.

TIEGHEM, P. VAN, 1897*b*. — Sur une nouvelle sorte de basigamie. *J. Bot. (Morot)* 11 : 323-326.

TIEGHEM, P. VAN, 1897*c*. — Sur les Inséminées sans ovules, formant la subdivision des Inovulées ou Loranthinées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 124 : 655-660.

TIEGHEM, P. VAN, 1898. — Sur le genre Simmondsie considéré comme type d'une famille distincte, les Simmondsiacées. *J. Bot. (Morot)* 12 : 103-112.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 209-223.

Alditols et cyclitols : répartition et taxinomie chez les plantes supérieures. Les recherches publiées depuis 1962

V. Plouvier

Résumé : Applications taxinomiques de la répartition des polyols, publiées depuis 1947 : sorbitol des *Rosaceae* et *Ranunculaceae*, dulcitol des *Celastraceae*, mannitol des *Oleaceae*, méthyl-inositols des Gymnospermes, D-pinitol des *Caryophyllaceae, Leguminosae, Rhizophoraceae*..., L-québrachitol des *Ulmaceae, Sapindaceae*..., bornésitols des *Rhamnaceae, Apocynaceae, Gentianaceae*..., scyllitol des *Lauraceae, Rhamnaceae, Araliaceae, Umbelliferae, Malvales, Compositae, Palmae*... Résumé des travaux publiés depuis 1962 : nouveaux genres à polyols, nouveaux alditols et cyclitols, biosynthèse des cyclitols, variabilité des composés majeurs et mineurs. Discussion sur la phylogénie marquée par la répartition des polyols.

Summary : Taxonomic applications of polyol distribution published since 1947 : sorbitol in *Rosaceae* and *Ranunculaceae*, dulcitol in *Celastraceae*, mannitol in *Oleaceae*, methyl-inositols in Gymnosperms, D-pinitol in *Caryophyllaceae, Leguminosae, Rhizophoraceae*..., L-quebrachitol in *Ulmaceae, Sapindaceae*..., bornesitols in *Rhamnaceae, Apocynaceae, Gentianaceae*..., scyllitol in *Lauraceae, Rhamnaceae, Araliaceae, Umbelliferae, Malvales, Compositae, Palmae*... Abstract of investigations published since 1962 : new polyols containing genera, new alditols and cyclitols, biosynthesis of cyclitols, variability of major and minor compounds. Discussion of phylogeny revealed by the distribution of polyols.

Victor Plouvier, Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés, Muséum national d'Histoire naturelle, 63, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Les recherches que j'ai effectuées sur la répartition des itols aliphatiques (alditols) et cyclitols — tous isolés à l'état pur (ou d'acétate) à partir de feuilles ou tiges feuillées — ont donné lieu, de 1947 à 1973 à 45 publications dont 41 aux Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Une mise au point de ce sujet a été publiée en 1963 dans le Bulletin de la Société de Chimie biologique (241 références).

Le présent travail expose les conclusions taxinomiques de l'ensemble des recherches sur la répartition des polyols chez les Phanérogames. Il résume les autres résultats publiés depuis 1962 : nouveaux genres à alditols et cyclitols, nouveaux composés, biosynthèses de cyclitols... Une discussion examine la signification phylogénique des polyols.

Les genres et familles sont classés suivant la Systématique d'Engler (1964). Pour certains d'entre eux, une fraction exprime le nombre de résultats positifs sur le nombre d'espèces examinées. Mes conclusions taxinomiques antérieures à 1963 sont marquées (P).

Les alditols de C_4 à C_8 sont des polyols ayant de 4 à 8 hydroxyles. Les cyclitols sont des dérivés du cyclohexane ayant 4, 5, ou 6 hydroxyles. Plusieurs inositols $C_6H_{12}O_6$ ont des

dérivés mono- ou di-méthoxylés. Les isomères se distinguent par la configuration spatiale de leurs hydroxyles et la position des méthoxyles. Tous les composés prévus par la théorie n'ont pas été rencontrés à l'état naturel. Les noms chimiques reportés ci-dessous sont ceux qui figurent dans les *Chemical Abstracts*.

ALDITOLS

Tetritols (Tetrols) — Erythritol : 1, 2, 3, 4 Butanetetrol (R*S*) — 2-*C*-methyl-Erythritol — Threitol : 1, 2, 3, 4 Butanetetrol (R*R*).

Pentitols — Adonitol (Ribitol) — Xylitol — D-Arabitol (Arabinitol).

Hexitols — Dulcitol (Galactitol) — D-Sorbitol (Glucitol) — Polygalitol : 1,5-anhydro-D-glucitol — D-mannitol.

Heptitols — D-Perseitol : D-*glycero*-D-*galacto*-Heptitol — D-Volemitol : D-*glycero*-D-*manno*-Heptitol — Sedo-Heptitol : D-*glycero*-D-*gluco*-Heptitol.

Octitols — D-*erythro*-D-*galacto*-Octitol.

CYCLITOLS

I. Conduritol : 5-Cyclohexene-tetrol 1, 4 /2, 3

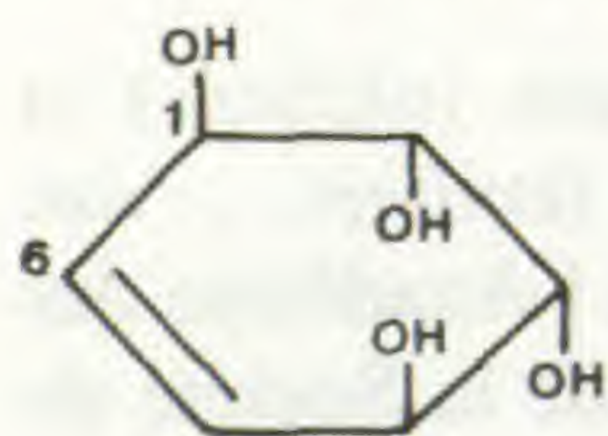
II. Leucanthemitol : 5-Cyclohexene-tetrol 1, 2, 4 /3
Scyllo-Quercitol : 2-deoxy-*myo*-Inositol

III. D-Quercitol : 2-deoxy-D-*chiro*-Inositol

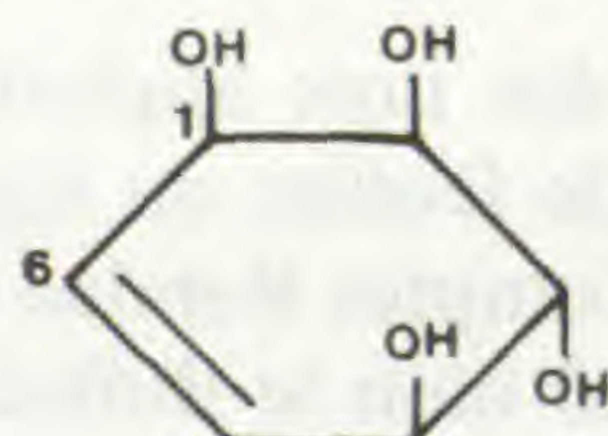
IV. L-Viburnitol : 1-deoxy-L-*chiro*-Inositol

V. *myo*-Inositol : Cyclohexane-hexol 4, 6 /1, 2, 3, 5
L-Bornesitol : D(−)1-*O*-methyl-*myo*-Inositol
D-Bornesitol : L(+)3-*O*-methyl-*myo*-Inositol
D-Ononitol : 4-*O*-methyl-*myo*-Inositol
Sequoyitol : 5-*O*-methyl-*myo*-Inositol
Dambonitol : 1, 3-di-*O*-methyl-*myo*-Inositol
Liriodendritol : 1, 4-di-*O*-methyl-*myo*-Inositol
Laminitol : 4-*C*-methyl-*myo*-Inositol

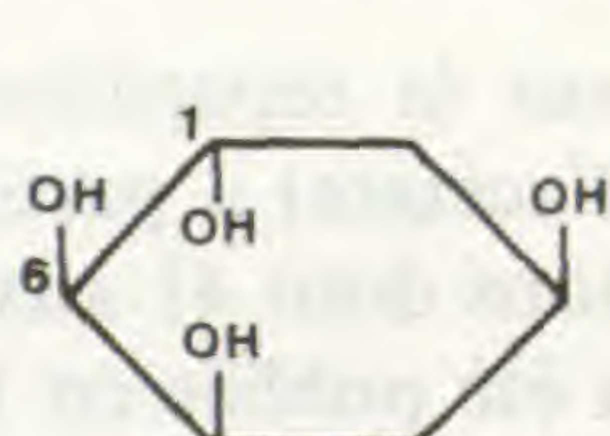
VI. D-*chiro*-Inositol : Cyclohexane-hexol 3, 5, 6 /1, 2, 4
1-*O*-methyl-D-*chiro*-Inositol
D-Pinitol : 3-*O*-methyl-D-*chiro*-Inositol
Pinpollitol : 1, 4-di-*O*-methyl-D-*chiro*-Inositol



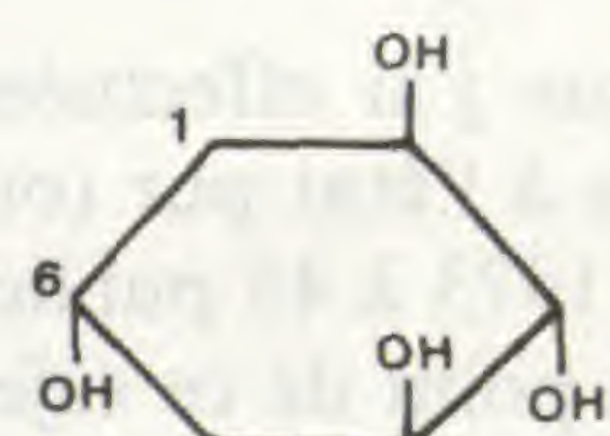
I



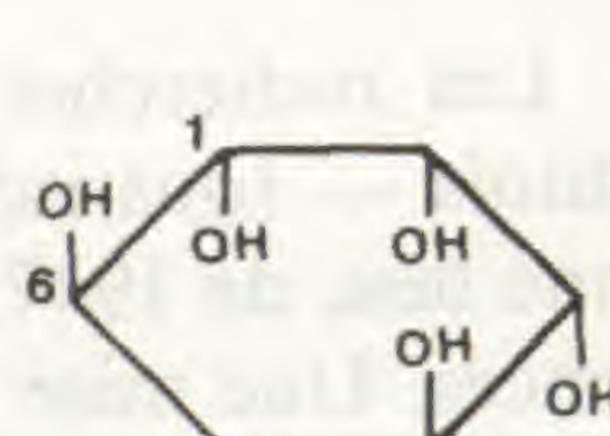
II



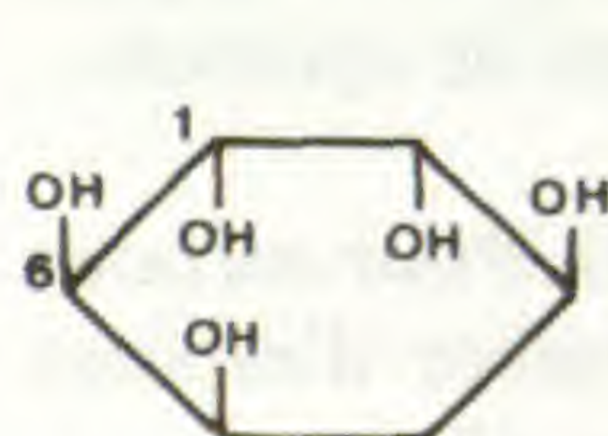
III



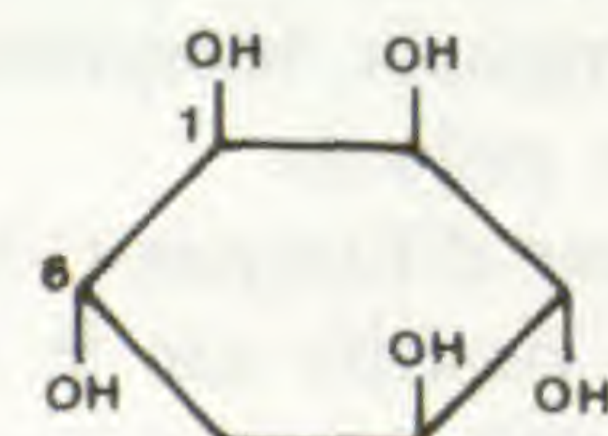
IV



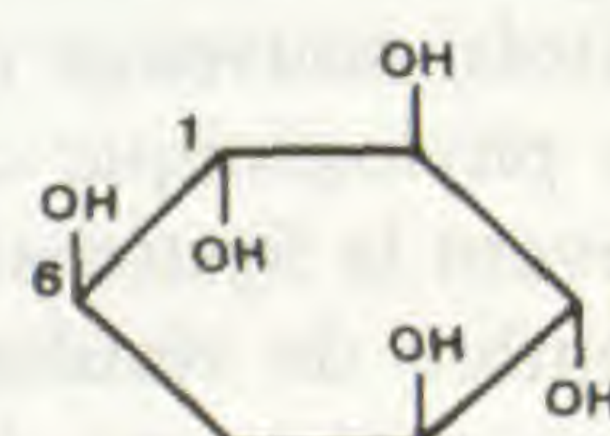
V



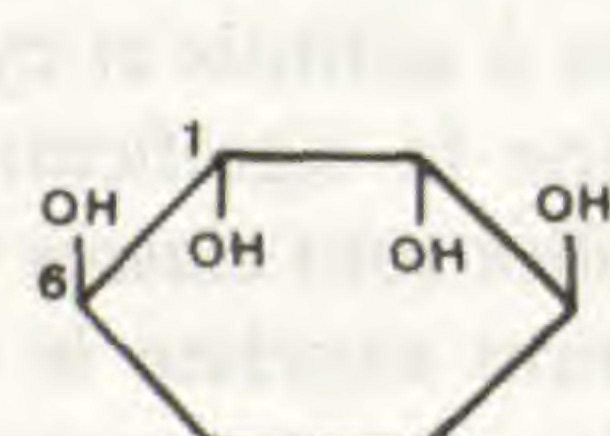
VI



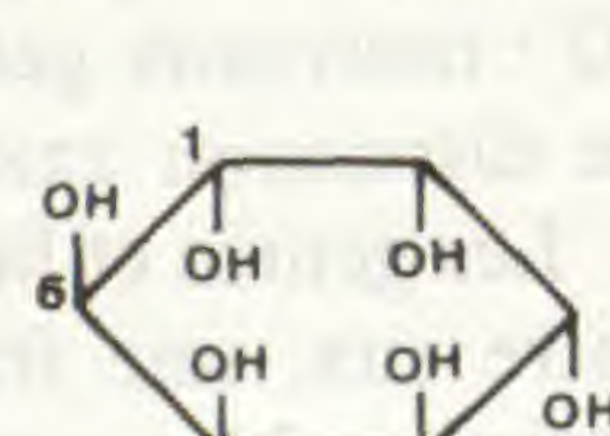
VII



VIII



IX



X

VII. L-*chiro*-Inositol : Cyclohexane-hexol 1, 2, 4 /3, 5, 6
L-Quebrachitol : 2-*O*-methyl-L-*chiro*-Inositol

VIII. Scyllitol : *scyllo*-Inositol ; Cyclohexane-hexol 2, 4, 6 /1, 3, 5
O-methyl-*scyllo*-Inositol
Mytilitol : 1-*C*-methyl-*scyllo*-Inositol

IX. *muco*-Inositol : Cyclohexane-hexol 3, 6 /1, 2, 4, 5
1-*O*-methyl-*muco*-Inositol

X. *neo*-Inositol : Cyclohexane-hexol 4, 5, 6 /1, 2, 3

RÉSULTATS TAXINOMIQUES

ALDITOLS

Chez les *Rosaceae*, le sorbitol (glucitol) a été isolé de toutes les *Spiraeoideae, Pomoideae* et *Prunoideae*, 52/52, mais il est rare chez les *Rosoideae*, 3/21 (*Rhodotypos, Kerria, Neviusia*) (P). Ce résultat a été confirmé par WALLAART (1980) qui a ajouté quelques *Rosoideae* à sorbitol (*Adenostoma, Dryas, Rosa*) ; cette sous-famille reste donc nettement distincte des 3 autres.

Chez les *Ranunculaceae*, 3 genres sur 12 renferment du sorbitol : *Nigella* 6/6, *Adonis* 4/4, *Trollius* 5/5 (WALLAART, 1981*b, c*); chez les *Plantaginaceae*, on en trouve dans les genres *Plantago* 11/11 et *Littorella* (WALLAART, 1981*a*). L'adonitol (ribitol) a été signalé dans de nombreux *Adonis*. Le polygalitol (1,5-anhydro-D-glucitol) a été isolé des *Protea* 8/8 (*Proteaceae*) (PLOUVIER, 1964b).

Le dulcitol (galactitol) a été rencontré dans toutes les *Celastraceae* 28/28, 6 genres représentant les 3 sous-familles (P ; PLOUVIER, 1965), + 5 autres genres par différents auteurs. Il est présent chez les *Hippocrateaceae*, ancienne sous-famille de *Celastraceae*, 4/4 (PLOUVIER, 1971*a*), + 3 autres genres. Ces deux familles semblent donc former un groupe très homogène. Le dulcitol est sporadique dans les *Polygonum*, 6/11 (*Polygonaceae*) (SALGUES,1961).

Le mannitol est présent chez presque toutes les *Oleaceae* 55/57 ; il rapproche les *Jasminoideae* des *Oleoideae* et établit le monophylétisme de cette famille qui est seule dans l'ordre des *Oleales* (P). Sa répartition est sporadique chez les *Umbelliferae*, 11/34 (PLOUVIER, 1968). Elle l'est également chez les *Scrophulariaceae*, 272/797, 36 genres sur 199 disséminés dans les 3 sous-familles ; le mannitol est remplacé par le dulcitol dans 26 espèces, 4 genres : cette étude est la première qui a été faite sur la taxinomie des polyols (MONTEVERDE, 1893).

CYCLITOLS

GYMNOSPERMES. — Le séquoyitol a été rencontré dans les 9 familles de Gymnospermes, 49/64 : *Ginkgoaceae, Taxaceae, Podocarpaceae, Araucariaceae, Cephalotaxaceae, Pinaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Cycadaceae* (P ; PLOUVIER 1965). DITTRICH et al. (1972) ont confirmé sa présence dans ces mêmes familles, 36/51.

Le D-pinitol, également très courant a été isolé dans 6 familles, 84/129, 19 genres : *Ginkgoaceae, Cephalotaxaceae, Pinaceae* 55/55, *Taxodiaceae, Cupressaceae, Cycadaceae* 9/10

(P ; Plouvier, 1965). Ce résultat a été confirmé par Dittrich et al. qui ajoutent des *Taxaceae*, *Podocarpaceae* et 3 autres *Taxodiaceae* (*Sciadopitys, Taxodium, Metasequoia*) ; pas de pinitol chez les *Araucariaceae* (40/51).

Ces mêmes auteurs ont signalé la présence de D-1-*O*-méthyl-*muco*-inositol dans 6 familles, 33/51, en particulier les *Cupressaceae* 12/13 ; il est absent chez les *Ginkgo*, les *Pinaceae* 0/9 et les *Cycadaceae* 0/5.

La répartition de ces 3 cyclitols permet de croire au monophylétisme des Gymnospermes. Or, à la suite d'études morphologiques, paléogéographiques et xylotomiques, les botanistes admettent leur polyphylétisme. Il faut en déduire que le polyphylétisme des groupes actuels cache un monophylétisme lointain remontant peut-être aux Cordaïtales ou aux Ptéridophytes du paléozoïque. Le séquoyitol et ses deux isomères rencontrés aujourd'hui dans les fins de phylums existaient sans doute dans un ancêtre commun ; leur présence apparaît comme un caractère biochimique archaïque conservé malgré les divergences évolutives.

La taxinomie du genre *Abies* a montré le caractère primitif d'*A. tazaotana* (Granados & Acosta, 1968).

Dicotylédones-Archichlamydeae. — Le genre *Quercus* (*Fagaceae*) voit son homogénéité établie par la présence de quercitol, 35/35 (P) et de scyllitol, 15/15 (Plouvier, 1970), ce qui réunit les 3 sous-genres *Cyclobalanopsis, Erythrobalanus* et *Lepidobalanus* ; les *Fagus* et *Castanea* n'ont fourni que du *myo*-inositol. Cependant, Engler sépare les *Cyclobalanus* (*Pasania*) qu'il place dans la sous-famille des *Castaneoideae*.

Chez les *Menispermaceae*, le quercitol et (ou) le viburnitol rencontrés dans 10 genres de la tribu des *Menispermeae* prouvent une parenté particulière entre eux.

Le D-pinitol est très répandu chez les *Caryophyllaceae*, 84/85, 23 genres. Il établit une liaison entre les 3 sous-familles, *Paronychioideae* (apétales), *Alsinoideae* et *Silenoideae* (dialypétales). Bentham & Hooker séparaient la première qu'ils rangeaient avec les Apétales. Le monophylétisme de l'ensemble est donc nettement confirmé.

Le pinitol a été rencontré dans d'autres familles de *Centrospermae* : *Phytolaccaceae* 2/2, *Nyctaginaceae* 3/5, *Aizoaceae* 2/2 ; il traduit sans doute la parenté plus éloignée de ces familles avec les *Caryophyllaceae* ; il est absent chez les *Chenopodiaceae* 0/6 et *Amaranthaceae* 0/5 (P).

La famille des *Leguminosae* est la plus grande où le pinitol a pu étendre sa répartition (181/216), 75 genres disséminés dans les 3 sous-familles, *Mimosoideae, Caesalpinioideae* et *Papilionoideae* (10 tribus) (P). 16 genres nouveaux s'y ajoutent depuis 1962 (par différents auteurs). Parmi les espèces qui n'ont pas fourni de pinitol : quelques *Mimosoideae* (*Pithecolobium*), des *Dalbergieae* (*Pterocarpus, Lonchocarpus, Andira*) et surtout des *Vicieae* (*Vicia, Lathyrus, Pisum*) et *Phaseoleae* (*Erythrina, Apios, Phaseolus*) ; ces deux tribus groupent les espèces herbacées les plus évoluées. Le pinitol est remplacé par le D(—)bornésitol chez les *Lathyrus* 10/10 et par le D-ononitol chez *Ononis* et *Vigna*.

La présence constante ou sporadique du pinitol dans tous les groupes est en faveur du monophylétisme des *Leguminosae* dont l'unité est déjà marquée par la constance des caractères floraux. Il est rare de trouver un métabolite reliant de si nombreuses espèces qui diffèrent par leur appareil végétatif et leur répartition géographique (P).

Des taxinomies de genres ont été faites d'après les constituants des graines : *Vigna*, avec l'ononitol et son galactoside, *Vicia* où 29 espèces sont réparties en 3 groupes qui ne correspondent pas avec les sous-genres connus (Yasui et al., 1985, 1987).

Le pinitol affirme l'homogénéité du genre *Magnolia* 10/10 dont il rapproche le *Michelia* (*Magnoliaceae*). Il distingue les *Helianthemum* 4/4 et *Halimium* des *Cistus* 0/6 (*Cistaceae*) (P). Il confirme les affinités des *Frankeniaceae* avec les *Caryophyllaceae* et justifie leur place, selon ENGLER, près des *Tamaricacea*e (*Tamarix* 5/5) (PLOUVIER, 1964*a*). Il a été isolé de toutes les *Rhizophoraceae* examinées (POPP, 1984).

Chez les *Ulmaceae*, le L-québrachitol semble localisé dans les genres *Celtis* 10/10 et *Pteroceltis*. Il manque chez les *Ulmus, Zelkova* et *Aphananthe*. Par contre, il est présent chez les *Humulus* et *Cannabis* rangés dans une sous-famille peu éloignée, les *Cannabinoideae* (*Moraceae*) (P).

Le québrachitol a été isolé de presque toutes les *Sapindaceae* : 15/16, 13 genres disséminés dans les deux sous-familles (« *Eusapindaceae* et *Dyssapindaceae* »). Il est également présent chez les *Hippocastanaceae* 4/4 et les *Aceraceae*. Il caractérise les genres *Acer* 20/21 et *Negundo* 2/2, il manque chez *Acer carpinifolium* Sieb. & Zucc. et *Dipteronia*. Ces 3 familles rangées dans le sous-ordre des *Sapindineae* constituent une branche monophylétique (P).

Le québrachitol montre l'homogénéité des *Elaeagnaceae* 9/9, 3 genres : il pourrait confirmer les affinités de cette famille avec les *Proteaceae* (P).

Le L-*chiro*-inositol a été remarqué chez quelques *Euphorbiaceae* 7/14 : *Euphorbia* 6/10, *Hura*. (PLOUVIER 1964*a*).

Le scyllitol a une répartition sporadique chez les *Rhamnaceae* 8/11, 7 genres représentant 3 tribus (sur 5). Le genre *Rhamnus*, sans scyllitol est caractérisé par la présence constante de D(—)bornésitol (23/23) qui relie les deux sous-genres *Eu-Rhamnus* et *Frangula*. Celui-ci retrouvé chez une seule autre *Rhamneae* (*Berchemia*) (P).

Le scyllitol rapproche les *Lauraceae* 3/5, *Hernandiaceae* 1/1, *Calycanthaceae* (et *Idiospermaceae*) 6/6 ; il confirme la place des *Calycanthaceae*, selon ENGLER, dans les *Laurales* (*Magnoliales*) ; HUTCHINSON les range près des *Rosaceae*, dans les *Rosales* (PLOUVIER, 1971*b*).

Chez les *Myrtaceae*, le scyllitol sporadique des *Eucalyptus* 4/7 marque la parenté avec l'*Angophora* (PLOUVIER, 1972*b*).

Sa présence sporadique chez les *Araliaceae* 11/30 et les *Umbelliferae* 14/19 permet de croire aux relations phylétiques entre ces deux familles, bien qu'HUTCHINSON place l'une dans les *Lignosae*, l'autre dans les *Herbaceae* (PLOUVIER, 1971*a, b*).

Le scyllitol est très courant dans 4 familles de *Malvales* : *Tiliaceae* 13/15 y compris *Tilia* 10/10, *Malvaceae* 22/36, 12 genres représentant les 4 tribus (*Malva* 0/3, *Hibiscus* 5/5), *Bombacaceae* 3/3, *Sterculiaceae* 12/16 y compris *Sterculia* 5/5. On peut en déduire l'origine monophylétique du sous-ordre des *Malvineae* dans lequel ENGLER réunit ces 4 familles. HUTCHINSON distingue les *Malvaceae* des 3 autres en les plaçant dans des ordres différents (PLOUVIER, 1972*a, b*).

DICOTYLÉDONES-METACHLAMYDEAE. — Le L(+)bornésitol et (ou) le dambonitol ont une répartition sporadique chez les *Apocynaceae*, seule famille où coexistent ces deux cyclitols. Aux 4 genres à bornésitol connus en 1962 s'en ajoutent 8 autres, aux 4 genres à dambonitol s'en ajoutent 4 autres (par différents auteurs) ; ils sont disséminés dans les 3 sous-familles, *Plumerioideae, Cerberoideae* et *Apocynoideae* et marquent l'unité de cette famille (PLOUVIER, 1973). Les *Asclepiadaceae* produisent aussi du L(+)bornésitol mais la présence de conduritol et de viburnitol les distingue des *Apocynaceae* (KINDL & HOFFMANN-OSTENHOF, 1966*b*).

Chez les *Gentianaceae*, le L(+)bornésitol a été rencontré dans 23 genres sur 33, répartis

dans 7 tribus (sur 10), *Gentiana* 15/15 (SCHILLING, 1976). Ces 3 familles voisines riches en cyclitols, rangées dans l'ordre des *Gentianales*, pourraient être les subdivisions d'un même phylum.

Chez les *Boraginaceae*, le D(—)bornésitol est très répandu dans les *Boraginoideae* (28/31); le scyllitol y est plus sporadique 12/19; les autres sous-familles semblent distinctes, 0/3 (P).

Dans le genre *Viburnum* (*Caprifoliaceae*), le viburnitol est localisé dans la section *Tinus* 3/3, autres sections 0/7 (PLOUVIER, 1965). L'acétate de *myo*-inositol rencontré uniquement chez les *Campanulaceae* caractérise les *Campanula* 7/7 et confirme leur étroite parenté avec les *Specularia* (PLOUVIER, 1970).

Le scyllitol est largement répandu dans toute la famille des *Compositae* 59/99 : *Tubuliflorae* 56/90, 44 genres répartis dans 10 tribus (sur 11), en particulier *Astereae* 7/7, *Inuleae* 6/7, *Senecioneae* 4/5, *Cardueae* 6/8, *Liguliflorae* 3/9 (PLOUVIER, 1971*b*, 1972*b*). Le L-*chiro*-inositol est également présent : *Tubuliflorae* 11/35, *Liguliflorae* 21/22, 16 genres. Contrairement au scyllitol, il marque mieux l'homogénéité des *Liguliflorae* que celle des *Tubuliflorae* où il est seulement sporadique (PLOUVIER, 1964*a*, 1970). Ces deux répartitions mettent en évidence le monophylétisme des *Compositae*; malgré les évolutions et involutions qui sont à l'origine de ses nombreux genres, cette famille ajoute à la constance de ses caractères floraux celle de ses cyclitols. Dans la tribu des *Anthemideae*, le viburnitol rapproche les genres *Achillea, Tanacetum, Chrysanthemum* et *Santolina* (P; PLOUVIER, 1964*a*); la méthylation, rare chez les *Compositae*, a produit le québrachitol des *Artemisia* 7/8 (P).

MONOCOTYLÉDONES. — Chez les *Palmae*, le scyllitol a été rencontré dans deux sous-familles : *Cocosoideae* 2/2, *Arecoideae* 16/16 y compris *Chamaedorea* 10/10 (feuilles à divisions pennées, carpelles soudés lisses). Les *Coryphoideae, Phoenicoideae* et *Caryotoideae* n'en ont pas fourni 0/8 (carpelles distincts) (PLOUVIER, 1971*a*, 1972*a*).

AUTRES RÉSULTATS PUBLIÉS DEPUIS 1962

POLYOLS DÉJÀ CONNUS SIGNALÉS DANS DES NOUVEAUX GENRES DE PHANÉROGAMES

Ils s'ajoutent à ceux qui sont mentionnés dans les « Résultats taxinomiques ».

ALDITOLS. — Erythritol et Thréitol : *Abroma* (*Sterculiaceae*). — Xylitol : *Carica* (*Caricaceae*) (POUSSET et al., 1981).

Sorbitol : *Royena, Jasminum, Digitalis, Aloe.* — Dulcitol : *Brexiella, Pithecolobium, Bunchosia, Cuscuta, Vitex, Clerodendron, Scrophularia, Senecio.* — Mannitol : nombreux genres.

Perséitol et Volémitol : *Sedum, Coriaria.*

CYCLITOLS. — Conduritol : *Marsdenia* — Leucanthémitol, qui était seulement connu dans *Chrysanthemum* (P) se montre très répandu : *Pinus, Thuya* (KINDL et al., 1966), *Medicago, Lathyrus, Nerium, Cynanchum, Borago, Myosotis* (KINDL & HOFFMANN-OSTENHOF, 1966*b*, *c*).

D-Quercitol : *Phoradendrum* — L-Quercitol, qui était seulement connu dans *Eucalyptus populnea* F. Muell. (P) : *Amyema* (*Loranthaceae* parasite d'*E. melliodora* Cunn.). — Viburnitol : *Quercus, Asclepias.*

D(—)Bornésitol : *Leucospermum, Leucadendron* (*Proteaceae*), *Liriodendron* (*Magnoliaceae*), *Medicago, Glycine* (*Leguminosae*). — L(+)Bornésitol : *Croton* (*Euphorbiaceae*), *Gonocrypta* (*Asclepiadaceae*), *Anthocleista* (*Loganiaceae*). D-Ononitol, qui était seulement connu dans *Ononis* et *Vigna* (P) : *Liriodendron, Cassia, Ceratonia, Glycine.* — Séquoyitol, qui n'avait pas été rencontré en dehors des Gymnospermes : *Shorea* (*Dipterocarpaceae*), *Ceratonia, Trifolium, Glycine, Ononis* (*Leguminosae*), *Diospyros* (*Ebenaceae*), *Cynanchum, Hoya, Marsdenia* (*Asclepiadaceae*).

D-Pinitol : *Coccoloba, Eriogonum, Drosanthemum, Mesembryanthemum, Fagonia, Khaya, Simmondsia, Cordia, Gnaphalium.* — L-Québrachitol : *Excoecaria, Carissa, Holarrhena, Helichrysum.*

D-*chiro*-Inositol : sève cambiale des Conifères. — Scyllitol : *Geranium, Stachyurus.*

Quelques espèces remarquées par leurs nombreux polyols mineurs :

Cannabis sativa L. : Québrachitol (majeur), *myo*-inositol, D-*chiro*-inositol, D(—)bornésitol, glycérol, érythritol, adonitol, arabitol, xylitol, sorbitol, dulcitol, mannitol (GROCE & JONES, 1973 ; HAUSTVEIT & WOLD, 1973 ; KRISHNAMURTY & KAUSHAL, 1976).

Persea gratissima (graines) : Perséitol (majeur), volémitol, (octitol), arabitol, dulcitol, *myo*-inositol (RICHTMYER, 1970*a*).

Ceratonia siliqua L. (gousses) : Pinitol (majeur), *myo*-inositol, D-*chiro*-inositol, bornésitol, ononitol, séquoyitol, sorbitol (BAUMGARTNER et al., 1986).

Glycine max (L.) Merrill : Pinitol (majeur), D-*chiro*-inositol, *myo*-inositol, bornésitol, ononitol, séquoyitol (PHILLIPS et al., 1982 ; BINDER & HADDON, 1984) ; graines : arabitol, xylitol, sorbitol, mannitol (mineurs) (KAWAMURA et al., 1977).

Fabiana imbricata Ruiz & Pav. : Perséitol, arabitol, mannitol, dulcitol, *myo*-inositol (RICHTMYER, 1970*c*).

POLYOLS NOUVEAUX

ALDITOLS. — 2-*C*-méthyl-érythritol dans *Convolvulus glomeratus* Choisy (*Convolvulaceae*) (ANTHONSEN et al., 1976). — D-*glycero*-D-*gluco*-heptitol dans *Sedum spectabile* Boreau (*Crassulaceae*) (RICHTMYER, 1960, 1970*b*). — D-*erythro*-D-*galacto*-octitol dans les graines de *Persea gratissima* Gaertner (*Lauraceae*) (RICHTMYER, 1970*a*).

CYCLITOLS. — Cyclohexanetétrol 1,2/4,5 et 2-deoxy-*myo*-inositol dans *Monochrysis lutherii* (Algues *Chrysophyceae*) (LAYCOCK & CRAIGIE, 1970). — Acétate de *myo*-inositol dans *Campanula* (PLOUVIER, 1970) — Acétate de D(—)bornésitol dans *Acer pseudoplatanus* L. (SCHILLING et al., 1977) — 1-*O*-méthyl-D-*chiro*-inositol dans *Afrormosia elata* Harms (*Leguminosae*) (FOXALL & MORGAN, 1963). — 1,4-di-*O*-méthyl-D-*chiro*-inositol ou pinpollitol dans *Pinus radiata* D. Don (GALLAGHER, 1975) — *O*-méthyl-scyllitol dans les graines de *Phaseolus aureus* Roxb. (UENO et al., 1973) et les feuilles de *Vigna sp.* (*Leguminosae*) (FORD,

1982) — *neo*-inositol dans *Croton celtidifolius* Baillon (*Euphorbiaceae*) (MUKHERJEE & AXT, 1984).

1-*O*-méthyl-*muco*-inositol dans *Phyllocladus trichomanoides* D. Don (*Podocarpaceae*) (ADHIKARI et al., 1972) et les fruits de *Juniperus communis* L. (*Cupressaceae*) (UTKIN, 1968) ; il s'est révélé très courant chez les Gymnospermes, mais il est rare chez les Dicotylédones : *Cistus, Helianthemum* (*Cistaceae*), décelé chez *Welwitschia* (Chlamydospermes) (DITTRICH et al., 1972) et chez *Prosopis* (*Leguminosae*) (L'ANNUNZIATA & FULLER, 1971). — *muco*-inositol : herbes marines, *Amphibolis, Cymodocea, Syringodium, Thalassodendron* (*Zannichelliaceae*) (DREW, 1983).

CYCLITOLS DES CRYPTOGAMES

Chez les Thallophytes, l'inositol a été décelé dans des Champignons Phycomycètes, Ascomycètes et Basidiomycètes, dans les Algues Phaeophytes, Rhodophytes, Chlorophytes et Euglenophytes (IKAWA et al., 1968). Aux cyclitols déjà connus chez les Algues s'ajoutent le *myo*-inositol, le D-*chiro*-inositol et le leucanthémitol de *Chlorella fusca* (WOEBER & HOFFMANN-OSTENHOF, 1969) et les deux composés nouveaux de *Monochrysis* (§ précédent).

Chez les *Bacteriaceae*, L-québrachitol dans *Eimeria tenella* (SCHMATZ et al., 1988). — Chez les Hépatiques, D(—)bornésitol dans *Mylaea taylorii* et espèces voisines (MATSUO et al., 1986). — Chez les Fougères *Polypodiaceae*, D-pinitol dans *Acrostichum speciosum* (POPP, 1984), séquoyitol dans *Nephrolepis auriculata* et *N. biserrata* (MURAKAMI et al., 1985).

CYCLITOLS DES MONOCOTYLÉDONES

Composés déjà connus : quercitol (*Chamaerops*), scyllitol (*Cocos*), *myo*-inositol. Chez les *Palmae*, scyllitol très répandu : voir « Résultats taxinomiques ». D(—)bornésitol dans *Caryota urens* L., premier methyl-inositol rencontré chez les Monocotylédones (PLOUVIER, 1965). Chez les *Zannichelliaceae*, L-*chiro*-inositol, *muco*-inositol, O-méthyl-*muco*-inositol, *myo*-inositol (DREW, 1983).

BIOSYNTHÈSE DES CYCLITOLS

De nombreuses recherches ont été effectuées par DITTRICH, KINDL, SCHILLING, SCHOLDA et HOFFMANN-OSTENHOF, sur des plantes sous conditions photosynthétiques avec $^{14}CO_2$ ou des précurseurs marqués.

La formation des cyclitols àpartir de la photosuynthèse a été démontrée chez les Gymnospermes (KINDL et al., 1966), les *Asclepiadaceae* (KINDL & HOFFMANN-OSTENHOF, 1966*b*) et *Chlorella* (WOEBER & HOFFMANN-OSTENHOF, 1969).

Une préparation sans cellules de *Trifolium incarnatum* L. catalyse la transformation de l'inosose en D-pinitol (majeur) et séquoyitol (mineur). A partir de divers hexoses, le quercitol et le viburnitol ont été obtenus (KINDL, 1969). Chez *T. incarnatum*, le *myo*-inositol donne le D-*chiro*-inositol par épimérisation, puis le D-pinitol (majeur) par méthylation (SCHOLDA et al.,

1963); le séquoyitol y est épimérisé en D-pinitol (RUIS & HOFFMANN-OSTENHOF, 1969). De même, chez les Gymnospermes, le séquoyitol donne le pinitol et celui-ci est épimérisé en méthyl-*muco*-inositol (DITTRICH & KANDLER, 1972). Cependant, le pinitol de *Simmondsia* (*Buxaceae*) provient de l'ononitol (DITTRICH & KORAK, 1984).

Les enzymes de Pois et de *Vinca* effectuent des méthylations : le *myo*-inositol est transformé en L(+)bornésitol, les D- et L-*chiro*-inositol, respectivement en D-pinitol et L-québrachitol, le scyllitol en bornésitol (HOFFMANN et al., 1969; WAGNER et al., 1970).

L'ononitol d'*Ononis* est obtenu par méthylation directe du *myo*-inositol (KINDL & HOFFMANN-OSTENHOF, 1966*a*). Le québrachitol d'*Acer* est formé à partir du *myo*-inositol, par épimérisation du D-bornésitol (SCHILLING et al., 1972); chez *Hevea*, il provient de la méthylation du L-*chiro*-inositol (BEALING, 1981); de même chez *Artemisia vulgaris*, mais *A. dracunculus* produit en outre le L-pinitol (SCHOLDA et al., 1964*a*).

L'ononitol est précurseur du liriodendritol (DITTRICH & SCHILLING, 1988), le D-bornésitol est précurseur du dambonitol chez *Nerium* (KINDL & HOFFMANN-OSTENHOF, 1966*d*).

Le scyllitol de *Calycanthus* provient du scyllo-*myo*-inosose (SCHOLDA et al., 1964*b*).

Ainsi, le *myo*-inositol qui est le plus répandu chez les végétaux est un intermédiaire important dans la biosynthèse des cyclitols.

MÉTABOLISME

Les alditols ont un métabolisme lié à celui des sucres; comme eux, ils présentent des variations quantitatives journalières et saisonnières dans les organes végétatifs (SEYBOLD, 1970). Ils sont considérés comme des aliments de qualité moindre... Ils auraient un rôle dans la turgescence de certaines Algues. Leur accumulation dans les tissus végétaux est fréquente : mannitol dans les Champignons et Algues, sorbitol dans les fruits de *Rosaceae*, perséitol dans les graines de *Persea*...

La biosynthèse des cyclitols a mis en évidence les vitesses de formation et de dégradation de différents composés, expliquant ainsi leur minorité ou leur accumulation. Le D-pinitol est abondant chez beaucoup de *Pinaceae* et de *Leguminosae*, le D-*chiro*-inositol dans *Aegialitis annulata* R. Brown (*Plumbaginaceae*) (POPP), le conduritol dans *Marsdenia* (KINDL)... Pour TANNER (1967), les isomères du *myo*-inositol seraient des sous-produits de la cyclisation du glucose; trouvés à l'état libre, ainsi que le quercitol et le conduritol, ils n'ont aucun rôle métabolique. De même, DREW (1978, 1983) considère les L-*chiro*-inositol, *muco*-inositol et son dérivé méthylé accumulés dans les *Zannichelliaceae* comme des déchets non métabolisables.

Le manque d'eau provoque une accumulation de cyclitols : D-pinitol dans les plantules de *Pinus maritima* (NGUYEN & LAMANT, 1988) et les *Leguminosae* tropicales (avec diminution du *myo*-inositol) (FORD, 1984), ononitol et *O*-méthyl-*scyllo*-inositol dans les feuilles de *Vigna sp.* (FORD, 1982). La salinité a une influence sur la quantité de polyols des *Plantago* halophytes ou non. Les différences sont fréquentes entre espèces sauvages ou cultivées ou de diverses provenances : érythritol dans le *Cannabis* du Viet Nam, D-*chiro*-inositol dans celui de Thaïlande, ni l'un ni l'autre dans celui des U.S.A. (GROCE & JONES, 1973). Toutes ces variations liées à l'environnement ont l'inconvénient de se superposer aux caractères liés à la phylogénie. D'ailleurs, en sont-ils vraiment séparables?

POLYOLS À L'ÉTAT DE COMBINAISONS

En plus des polyols à l'état libre, seuls examinés dans le présent travail, on rencontre des polyols fixés à d'autres composés et libérables par hydrolyse ou fermentation. Tels sont les saccharides d'alditols : mono et diglucoside du mannitol signalés dans le *Fucus virsoides*, digalactoside du polygalitol dans le *Polygala senega* L... Les galactosides de cyclitols sont plus répandus : D-galactose fixé sur le *myo*-inositol (galactinol, connu depuis 1953), les D- et L-*chiro*-inositol, l'ononitol (YASUI & OHNO, 1983), le pinitol; ce dernier fournit les galactopinitols A et B, un digalactoside (cicéritol) (QUEMENER & BRILLOUET, 1983), un trigalactoside. Ces composés se rencontrent surtout dans les graines de *Leguminosae* (*Trifolium, Glycine, Vigna, Cicer*...). Ce sont des glucides de réserve, donneurs de galactosyle. Ils s'ajoutent aux esters phosphoriques de l'inositol (acide phytique...) et phospholipides antérieurement connus, très répandus et considérés comme réserves de phosphore des graines : le *myo*-inositol est plus abondant à l'état de combinaison qu'à l'état libre. A partir des écorces de *Quercus stenophylla* (Blume) Makino, 7 composés isolés sont des combinaisons de gallotannins et ellagitannins avec le *scyllo*-quercitol (NISHIMURA et al., 1986).

DISCUSSION : RÉPARTITION ET PHYLOGÉNIE

La plupart des métabolites sont répartis dans des petits groupes d'espèces d'un même genre ou de genres voisins; ils confirment alors une parenté déjà établie par des études morphologiques; ils définissent un caractère chimique appartenant à un ancêtre commun. La perte de caractères au cours de l'évolution conduit à des répartitions sporadiques clairsemées où les limites du phylum initial deviennent de plus en plus indistinctes. En outre, des évolutions parallèles sur des phylums de souches différentes font apparaître les mêmes métabolites, créant des analogies par convergence, étrangères à la parenté. Quant aux métabolites des espèces uniques et isolées, ils restent souvent sans signification taxinomique.

Ces remarques générales s'appliquent aux alditols et cyclitols mais ceux-ci ont le grand avantage de caractériser, dans un bon nombre de cas, des groupes botaniqes très étendus (tribu, sous-famille, famille...) où le même composé est présent dans toutes les espèces ou montre une répartition sporadique de forte densité ($> 1/2$), ce qui permet une délimitation précise des phylums. Il faut en déduire l'existence de métabolismes restés longtemps inchangés malgré les évolutions morphologiques. Cette stabilité est-elle due à leur nature de glucides de faible masse moléculaire, premiers chaînons des biosynthèses ? Les plus courants ont-ils des structures préférentielles réalisables dans un large intervalle de variations métaboliques ? Par cette propriété, les polyols révèlent leur intérêt dans la phylogénie des taxa supérieurs.

Les expériences de biosynthèse et les techniques modernes ont montré la coexistence fréquente de plusieurs polyols voisins souvent mineurs et impliqués dans les mêmes mécanismes. Leur considération atténue les premières distinctions trop nettes entre les phylums dessinées par la présence ou l'absence des composés majeurs; elle permet une meilleure approche de la phylogénie. Plusieurs polyols coexistants constituent un caractère

plus spécifique; la superposition de leurs répartitions sporadiques comble les lacunes de chacune d'elles : l'unité phylétique et ses subdivisions éventuelles se trouvent ainsi mieux définies. Le remplacement apparent d'un polyol par un autre de structure voisine n'est le plus souvent qu'un changement de dominance.

A la taxinomie uniquement statique des premières recherches, la biogenèse ajoute maintenant des liaisons dynamiques entre les composés, expliquant leur origine et facilitant ainsi leur interprétation. Cependant, les polyols mineurs ont un intérêt taxinomique limité en raison de leur nombre, de leur variabilité ou de leur présence constante auprès des polyols majeurs (inositols avec leurs dérivés méthylés).

La plupart des polyols nouveaux figurant ci-dessus ont été découverts dans des groupes botaniques à polyols courants où ils sont en apparence issus d'anomalies biogénétiques. Ainsi, le L-pinitol d'*Artemisia dracunculus*, dans les *Artemisia* à L-québrachitol, a son OMe en position 6 au lieu de 2, le méthyl-inositol d'*Afrormosia*, dans une tribu à D-pinitol, a son OMe en 1 au lieu de 3. De nouvelles recherches et des méthodes plus fines ne manqueront pas d'augmenter le nombre des espèces privilégiées qui les synthétisent. La diversification pourrait étendre leur répartition comme celle des cyclitols courants, mais un prochain retour aux voies biogénétiques préférentielles n'est-il pas plus probable?

Chez les Champignons, les alditols sont très répandus, l'inositol a été décelé. Chez les Algues, le scyllitol, le laminitol et le mytilitol sont connus depuis longtemps. Ainsi, la biogenèse de ces composés est déjà réalisée dans ces végétaux inférieurs. L'évolution leur a seulement apporté des modifications du nombre et de la position des hydroxyles et des méthoxyles par le jeu des épimérisations et des méthylations; d'ailleurs, l'aptitude à la méthylation est loin d'être générale.

Les mêmes composés se retrouvent dans les espèces les plus diverses, primitives ou évoluées, ligneuses ou herbacées : le scyllitol dans les Algues et les *Compositae*, le D-pinitol dans les Gymnospermes et les *Caryophyllaceae*...

Depuis 1962, des polyols ont été rencontrés dans un bon nombre de genres nouveaux très disséminés; leur présence est maintenant reconnue dans toutes les grandes divisions de la Systématique. Rares chez les Bryophytes et Ptéridophytes — groupes encore peu étudiés et pauvres en métabolites — les cyclitols sont largement répandus chez les Gymnospermes et les Dicotylédones; ils se montrent aussi chez quelques Monocotylédones.

Les modalités de répartition des polyols ont permis de reconnaître les relations phylétiques entre groupes voisins et de constater des analogies entre groupes éloignés. Au delà de ces résultats, on peut croire à l'unité du règne végétal par le métabolisme unique (*sensu lato*) des polyols. Déjà établi chez les Thallophytes, retrouvé dans les espèces les plus évoluées, il produit les mêmes structures simples sans autre acquisition, semble-t-il, que la *O*-méthylation des inositols et quelques configurations nouvelles.

BIBLIOGRAPHIE

ADHIKARI, S. K., BELL, R. A. & HARVEY, W. E., 1962. — Cyclitols from the heartwood of *Phyllocladus trichomanoides*. *J. Chem. Soc.* : 2829-2831.

ANTHONSEN, T., HAGEN, S., KAZI, M. A., SHAH, S. W. & TAGAR, S., 1976. — 2-C-methyl-erythritol, a new branched alditol from *Convolvulus glomeratus*. *Acta Chem. Scand.* sér. B, 1330 : 91-93.

BAUMGARTNER, S., GENNER-RITZMANN, R., HAAS, J., AMADO, R. & NEUKOM, H., 1986. — Isolation and identification of cyclitols in carob pods (*Ceratonia siliqua* L.). *J. Agric. Food Chem.* 34 : 827-829.

BEALING, F. J., 1981. — Quebrachitol synthesis in *Hevea brasiliensis*. *Chem. Abstr.* 96 : 31724.

BINDER, R. G. & HADDON, W. F., 1984. — Cyclitols of soybean leaves. *J. Agric. Food. Chem.* 32 : 685-687.

DITTRICH, P., GIETL, M. & KANDLER, O., 1972. — D-1-O-methyl-muco-inositol in higher plants. *Phytochemistry* 11 : 245-250.

DITTRICH, P. & KANDLER, O., 1972. — Biosynthesis of D-1-O-methyl-muco-inositol in Gymnosperms. *Phytochemistry* 11 : 1729-1732.

DITTRICH, P. & KORAK, A., 1984. — Novel biosynthesis of D-pinitol in *Simmondsia chinensis*. *Phytochemistry* 23 : 65-66.

DITTRICH, P. & SCHILLING, N., 1988. — Formation of liriodendritol in *Liriodendron tulipifera*. *Phytochemistry* 27 : 773-774.

DREW, E., 1978. — Carbohydrate and inositol metabolism in the seagrass *Cymodocea nodosa*. *New Phytol.* 81 : 249-264.

DREW, E., 1983. — Sugars, cyclitols and seagrass phylogeny. *Aquat. Bot.* 15 : 387-408 ; *Chem. Abstr.* 99 : 3164.

ENGLER, A., 1964. — *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee.

FORD, C. W., 1982. — Accumulation of O-methylinositols in waterstressed *Vigna* species. *Phytochemistry* 21 : 1149-1151.

FORD, C. W., 1984. — Accumulation of low molecular weight solutes in waterstressed tropical legumes. *Phytochemistry* 23 : 1007-1015.

FOXALL, C. D. & MORGAN, J. W. W., 1963. — Extractives of *Afrormosia elata*. *J. Chem. Soc.* : 5573-5575.

GALLAGHER, R. T., 1975. — +Pinpollitol, di-O-methyl-D(+)chiro-inositol from *Pinus radiata*. *Phytochemistry* 14 : 755-757.

GRANADOS, R. & ACOSTA, J. E., 1968. — Taxonomically significant compounds of *Abies tazaotana*. *An. Quim.* 64 : 1095-1104.

GROCE, J. W. & JONES, L. A., 1973. — Carbohydrate and cyclitol content of *Cannabis*. *J. Agric. Food Chem.* 21 : 211-214.

HAUSTVEIT, G. & WOLD, J. K., 1973. — Carbohydrate of low molecular weight present in *Cannabis sativa*. *Carbohydr. Res.* 29 : 325-329.

HOFMANN, H., WAGNER, I. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1969. — A soluble enzyme from *Vinca rosea* methylating myo-inositol to L-bornesitol. *Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem.* 350 : 1465-1468 ; *Chem. Abstr.* 72 : 18658.

HUTCHINSON, J., 1969. — *Evolution and Phylogeny of flowering plants*. Academic Press, London and New York.

IKAWA, M., BOROWSKI, P. T. & CHAKRAVARTI, A., 1968. — Choline and inositol distribution in *algae* and *fungi*. *Appl. Microbiol.* 16 : 620-623 ; *Chem. Abstr.* 68 : 102632.

KAWAMURA, S., NAGAO, K. & KASAI, T., 1977. — Determination of free monosaccharides and detection of sugar alcohols in mature soybean seeds. *Chem. Abstr.* 87 : 197290.

KINDL, H., 1969. — Biosynthesis of epimers of myo-inositol, cyclohexanepentols, cyclohexenetetrols and C-methyl-inositols. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 165 (Art 2) : 615-623; *Chem. Abstr.* 72 : 86523.

KINDL, H. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1966*a*. — Formation of D-ononitol and other cyclitols in *Ononis spinosa*. *Z. Physiol. Chem.* 345 : 257-263.

KINDL, H. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1966*b*. — Occurrence and biosynthesis of cyclitols in *Asclepiadaceae*. *Phytochemistry* 5 : 1091-1102.

KINDL, H. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1966*c*. — The formation and metabolism of D-bornesitol in *Boraginaceae* and *Leguminosae*. *Monatsh. Chem.* 97 : 1771-1777.

KINDL, H. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1966*d*. — Formation of D-bornesitol and dambonitol in *Nerium oleander*. *Monatsh. Chem.* 97 : 1778-1782.

KINDL, H., KREMLICKA, G. J. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1966. — L-Leucanthemitol as a component of *Gymnospermae*, *Monatsh. Chem.* 97 : 1783-1786.

KRISHNAMURTY, H. G. & KAUSHAL, R., 1976. — Free sugars and cyclitols of Indian marihuana *Cannabis sativa* L. *Indian J. Chem.*, sect. B, 14B : 639-640.

L'ANNUNZIATA, M. F. & FULLER, W. H., 1971. — Soil and plant relations of inositol phosphate stereoisomers. Identification of D-chiro and mucoinositol phosphates in a desert soil and plant system. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 35 : 587-595; *Chem. Abstr.* 75 : 109395.

LAYCOCK, M. V. & CRAIGIE, J. S., 1970. — Myo-inositol and 2-deoxy-myo-inositol in the chrysophycean Alga *Monochrysis lutheri*. *Can. J. Biochem.* 48 : 699-701.

MATSUO, A., TAKAOKA, D. & KAWAHARA, H., 1986. — Soluble carbohydrates of liverworts. *Phytochemistry* 25 : 2335-2337.

MUKHERJEE, R. & AXT, E. M., 1984. — Cyclitols from *Croton celtidifolius*. *Phytochemistry* 23 : 2682-2684.

MURAKAMI, T., WADA, H., TANAKA, N., KURAISHI, T., SAIKI, Y. & CHEN, C. M., 1985. — Chemical and chemotaxonomic studies of Filices. Constituents of the davallianeous ferns. *Yakugaku Zasshi* 105 : 649-654.

NGUYEN, A. & LAMANT, A., 1988. — Pinitol and myo-inositol accumulation in waterstressed seedlings of maritime pine. *Phytochemistry* 27 : 3423-3427.

NISHIMURA, H., NONAKA, G. & NISHIOKA, I., 1986. — Scyllo-quercitol gallates and hexahydroxydiphenoates from *Quercus stenophylla*. *Phytochemistry* 25 : 2599-2604.

PHILLIPS, D. V., DOUGHURY, D. E. & SMITH, A. E., 1982. — Cyclitols in soybean. *J. Agric. Food Chem.* 30 : 456-458.

PLOUVIER, V., 1963. — Sur la recherche des itols à chaîne droite et des cyclitols chez les végétaux. Relations entre leur répartition et la classification systématique. *Bull. Soc. Chim. biol.* 45 : 1079-1118.

PLOUVIER, V., 1964*a*. — Recherche des L-inositol, L-québrachitol et D-pinitol dans quelques groupes botaniques. Présence de l'acide shikimique dans le *Mammea americana* L. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 258 : 2921-2924.

PLOUVIER, V., 1964*b*. — Sur la recherche des polyalcools et des hétérosides cyanogénétiques chez quelques Protéacées. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 259 : 665-668.

PLOUVIER, V., 1965. — Sur la recherche des polyalcools dans quelques groupes botaniques, le pinitol et le séquoyitol des Cycadacées. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 260 : 1003-1006.

PLOUVIER, V., 1968. — Recherche d'hétérosides et de polyalcools chez quelques Ombellifères. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 268, sér. D : 86-88.

PLOUVIER, V., 1970. — Présence d'un mono-acétate de myo-inositol dans les Campanules. Recherche de L-inositol, scyllitol, mannitol et sorbitol dans quelques groupes botaniques. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 270, sér. D : 561-563.

PLOUVIER, V., 1971*a*. — Sur la recherche du scyllitol, du myo-inositol et du dulcitol dans quelques groupes botaniques. *C. r. Acad Sci., Paris*, 272, sér. D : 141-144.

PLOUVIER, V., 1971*b*. — Nouvelle recherche du scyllitol dans quelques groupes botaniques : sa large répartition chez les Composées. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 273, sér. D : 1625-1628.

PLOUVIER, V., 1972*a*. — Nouvelle recherche du scyllitol, du myo-inositol et du dulcitol dans quelques groupes botaniques. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 274, sér. D : 1735-1738.

PLOUVIER, V., 1972*b*. — Compléments sur la recherche du scyllitol chez les plantes supérieures. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 275, sér. D : 2993-2996.

PLOUVIER, V., 1973. — Recherche de cyclitols dans quelques groupes botaniques : Cryptogames, Polygonacées, Apocynacées... *C. r. Acad. Sci., Paris*, 277, sér. D : 1945-1948.

POPP, M., 1984. — Chemical composition of Australian mangrove. Low molecular weight carbohydrates. *Z. Pflanzenphysiol.* 113 : 411-421.

POUSSET, J. L., BOUM, B. & CAVÉ, A., 1981. — Antihemolytic effect of xylitol isolated from *Carica papaya* bark. *Planta Med.* 41 : 40-47.

QUEMENER, B. & BRILLOUET, J. M., 1983. — Ciceritol, a pinitol digalactoside from seeds of chickpea, lentil and white lupine. *Phytochemistry* 22 : 1745-1751.

RICHTMYER, N. K., 1970*a*. — Isolation of volemitol and other polyhydric alcohols from avocado seeds. *Carbohydr. Res.* 12 : 135-138.

RICHTMYER, N. K., 1970*b*. — Isolation of perseitol and volemitol from *Sedum* and some other observations on *Sedum* constituents. *Carbohydr. Res.* 12 : 139-142.

RICHTMYER, N. K., 1970*c*. — Isolation of D-manno-heptulose, perseitol, D-glycero-D-manno-octulose and other compounds from Pichi tops (*Fabiana imbricata*). *Carbohydr. Res.* 12 : 233-239.

RUIS, H. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1969. — Enzymic epimerization of sequoyitol to D-pinitol in *Trifolium incarnatum*. *Eur. J. Biochem.* 7 : 442-448.

SCHILLING, N., 1976. — Distribution of L(+)bornesitol in the *Gentianaceae* and *Menyanthaceae*. *Phytochemistry* 15 : 824-826.

SCHILLING, N., DITTRICH, P. & KANDLER, O., 1972. — Formation of L-quebrachitol from D-bornesitol in leaves of *Acer pseudoplatanus*. *Phytochemistry* 11 : 1401-1404.

SCHILLING, N., KUFFER, W. & DITTRICH, P., 1977. — D-bornesitol acetate in *Acer pseudoplatanus*. *Phytochemistry* 16 : 601-602.

SCHMATZ, D. M., ARISON, B. H., DASHKEVICZ, M., LIESCH, J. M. & TURNER, M., 1988. — Identification and possible role of D-mannitol and 2-O-methyl-chiro-inositol (quebrachitol) in *Eimeria tenella*. *Mol. Biochem. Parasitol.* 29 : 29-36; *Chem. Abstr.* 109 : 51360.

SCHOLDA, R., BILLEK, G. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1963. — Formation of + pinitol, D-inositol and sequoyitol from meso-inositol in leaves of *Trifolium incarnatum*. *Biochem. J.*, 89 : 31 P.

SCHOLDA, R., BILLEK, G. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1964*a*. — Formation of methyl-ethers of L-inositol from meso-inositol in leaflets of *Artemisia vulgaris* and *A. dracunculus*. *Monatsh. Chem.* 95 : 541-547.

SCHOLDA, R., BILLEK, G. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1964*b*. — Synthesis of scyllitol in *Calycanthus occidentalis*. *Z. Physiol. Chem.* 339 : 28-32.

SEYBOLD, S., 1970. — Annual and diurnal behaviour of sugar alcohols in vegetative tissues of plants. *Chem. Abstr.* 72 : 75636.

TANNER, W., 1967. — Biochemistry and Physiology of cyclitols. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 80 : 592-607.

UENO, Y., HASEGAWA, A. & TSUCHIYA, T., 1973. — Isolation of O-methyl scyllo-inositol from mung bean seeds. *Carbohydr. Res.* 29 : 520-521.

UTKIN, L. M., 1968. — Cyclohexitol of *Juniperus communis* fruit. *Khim. Prir. Soedin* 4 : 277-280.

WAGNER, I., HOFMANN, H. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1970. — Biosynthesis of cyclitols : soluble enzyme from pea seedling methylating myo-inositol to D-bornesitol. *Chem. Abstr.* 72 : 19137.

WALLAART, R. A. M., 1980. — Chemotaxonomy of *Rosaceae*. Distribution of sorbitol in *Rosaceae*. *Phytochemistry* 19 : 2603-2610.

WALLAART, R. A. M., 1981*a*. — Acyclic polyols as taxonomic characters. Sorbitol in *Plantaginaceae* and joint occurrence of sorbitol and mannitol in some *Plantago* species. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, Ser. C, 84 : 77-82; *Chem. Abstr.* 94 : 20542.

WALLAART, R. A. M., 1981*b*. — Acyclic polyols as taxonomic characters. Sorbitol in *Trollius* (*Ranunculaceae*). *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, Ser. C, 84 : 83-87; *Chem. Abstr.* 94 : 205422.

WALLAART, R. A. M., 1981*c*. — Acyclic polyols as taxonomic characters. Distribution of polyols in *Ranunculaceae*. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, Ser. C, 84 : 465-477; *Chem. Abstr.* 96 : 82762.

WOEBER, G. & HOFFMANN-OSTENHOF, O., 1969. — Biosynthesis of cyclitols : cyclitols in *Chlorella fusca*. *Monatsh. Chem.* 100 : 369-375.

YASUI, T., ENDO, Y. & OHASHI, H., 1987. — Infrageneric variation of the low molecular weight carbohydrate composition of the seeds of the genus *Vicia* (*Leguminosae*). *Bot. Mag.* 100 (1059) : 255-272; *Chem. Abstr.* 108 : 128446.

YASUI, T. & OHNO, S., 1983. — Distribution of galactosyl-ononitol and ononitol in *Angiospermae*. *Chem. Abstr.* 98 : 86219.

YASUI, T., TATEISHI, Y. & OHASHI, H., 1985. — Distribution of low molecular weight carbohydrates of the subgenus *Ceratotropis* of the genus *Vigna* (*Leguminosae*). *Bot. Mag.* 98 (1049) : 75-87; *Chem. Abstr.* 103 : 3731.

Achevé d'imprimer le 24 novembre 1990.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1990 a été diffusé le 2 août 1990.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 002 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 93 vol. parus.
- Flore du Gabon, 31 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 16 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK1
.B9221

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 12 1990 Nos 3-4

Juillet-Septembre/Octobre-Décembre 1990

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur J. FABRIÈS

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Rédacteur-adjoint : M. KEDDAM; Assistant de rédaction : S. HUL.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris; E. BOUREAU, Paris; F. EHRENDORFER, Vienne; F. R. FOSBERG, Washington; F. HALLÉ, Montpellier; N. HALLÉ, Paris, J.-L. HAMEL, Paris; V. H. HEYWOOD, Reading; L. A. S. JOHNSON, Sydney; S. JOVET, Paris; C. KALKMAN, Leiden; L. LACOSTE, Paris; J.-F. LEROY, Paris; A. LE THOMAS, Paris; D. MOLHO, Paris; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia; P. H. RAVEN, St Louis; R. SCHNELL, Paris; A. TAKHTAJAN, Léningrad; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 40.79.33.53. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximal des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.33.53.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.37.01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.36.41.

Abonnements pour l'année 1990 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1 600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4[e] série, **12**, 1990 (publ. 1991), section B, *ADANSONIA*, n[os] 3-4.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

VILLIERS, J.-F. — Nouvelles espèces de *Mimosa* L. (*Leguminosae-Mimosoideae*) à Madagascar 227

New species of Mimosa L. (Leguminosae-Mimosoideae) from Madagascar.

LEBRUN, J.-P., STORK, A. L. & WÜEST, J. — Un *Justicia* (*Acanthaceae*) nouveau du Tchad 233

A new Justicia (Acanthaceae) from Chad.

BOS, J. J. — Novitates gabonenses 4. Another new species of *Impatiens* (*Balsaminaceae*) from Gabon 239

Novitates gabonenses 4. Une autre espèce nouvelle d'Impatiens (Balsaminaceae) du Gabon.

JAFFRÉ, T. & VEILLON, J.-M. — Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie 243

A floristic and structural study of two rain forests on ultrabasic rocks in New Caledonia.

JONGKIND, C. C. H. — Novitates gabonenses 6. Some critical observations on *Combretum* versus *Quisqualis* (*Combretaceae*) and description of two new species of *Combretum* 275

Novitates gabonenses 6. Quelques observations à propos de Combretum versus Quisqualis (Combretaceae) et description de deux nouvelles espèces de Combretum.

SCHMELZER, G. H. — Aubergines (*Solanum spp.*) des environs de Taï (Côte d'Ivoire). 281

Eggplants (Solanum spp.) in the Taï area of Ivory Coast.

BRETELER, F. J. — Novitates gabonenses 5. The identity of *Lingelsheimia longipedicellata* J. Léonard (*Euphorbiaceae*) from Gabon 293

Novitates gabonenses 5. L'identité de Lingelsheimia longipedicellata J. Léonard (Euphorbiaceae) du Gabon.

MISSOURI BOTANICAL
JUL 15 1991
GARDEN LIBRARY

CUERRIER, A., BROUILLET, L. & BARABÉ, D. — Micromorphologie foliaire des *Begoniaceae* 297

Foliar micromorphology of Begoniaceae.

CUERRIER, A., BROUILLET, L. & BARABÉ, D. — Analyse taxonumérique des caractères foliaires des *Begoniaceae* 337

Numerical taxonomic analysis of the foliar characters in Begoniaceae.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, nᵒˢ 3-4 : 227-232.

Nouvelles espèces de *Mimosa* L. (*Leguminosae-Mimosoideae*) à Madagascar

J.-F. Villiers

Résumé : Deux nouvelles espèces de *Mimosa* L. sont décrites pour Madagascar.

Summary : Two new species of *Mimosa* L. are described from Madagascar.

Jean-François Villiers, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Mimosa* Linné est un des plus importants des Légumineuses Mimosoïdées avec près de 500 espèces dont la plupart sont localisées en Amérique du Sud et centrale. Madagascar montre cependant une intéressante diversité spécifique avec 24 espèces presque toutes endémiques (Viguier, Archives Botaniques 6, 1944). Parmi le matériel réuni au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris après la révision de R. Viguier, il nous semble possible de définir deux nouveaux taxons.

1. **Mimosa ikondensis** Villiers, *sp. nov.* — Fig. 1.

Mimosae onilahensi *affinis sed axiorum ± juveniorum internodiis spinescentibus, foliolis bijugatis vel trijugatis, foliolorum mensuris minoribus, foliolorum nervatione non pseudo-palmata, bractea in pedunculo, differt.*

Type : *Decary 8907*, Madagascar, 30.4.1931 (holo-, P).

Arbuste. Tige jeune glabre à pubescente. Tige âgée glabre. Aiguillons courts, trapus, recourbés ou rarement droits, épars sur les entrenœuds, souvent absents sur les tiges âgées. Stipules glabres, étroitement lancéolées, longues de 1-1,75 mm, à sommet aigu, caduques. Feuilles solitaires, parfois fasciculées. Pétiole glabre à pubescent, long de 4-13 mm, face supérieure plane à faiblement convexe bordée par deux bourrelets longitudinaux ; face inférieure terminée par un mucron épais, coriace, lancéolé, réfléchi vers la face inférieure. Pennes une paire. Axe de la penne glabre à pubescent, long de 7-16 mm, face supérieure étroitement canaliculée ; face inférieure terminée par un mucron comme précédemment. Folioles 2-3 paires ; 2 stipelles à la base de l'axe de la penne. Pétiolule glabre à pubescent, long

de 0,25-0,5 mm. Limbe glabre à pubescent sur les deux faces, coriace, gris dessus et marron gris dessous sur le sec, asymétriquement largement obové, obové oblong, suborbiculaire, de taille décroissante du sommet vers la base, 3-14 × 2-14 mm ; base asymétrique : bord proximal très largement arrondi à cordé et bord distal cunéiforme à arrondi ; sommet très largement arrondi à ± tronqué, parfois faiblement apiculé. Nervation : nervure primaire faiblement saillante dessus et plus ou moins saillante dessous, plus ou moins rapprochée du bord distal du limbe, plus ou moins arquée à rectiligne ; une nervure secondaire basale longue, une seconde (parfois une troisième) courte dans la moitié proximale, arquées, ascendantes, faiblement saillantes dessus et ± saillantes dessous ; autres nervures secondaires très peu abondantes (1-2) et très peu visibles ; nervilles non visibles.

Inflorescence en capitules axillaires solitaires ou géminés ou en pseudo-panicule terminale de capitules. Pédoncule du capitule glabre à pubescent, côtelé, long de 9-26 mm. Bractée glabre à pubescente sur la marge, lancéolée, papyracée, longue de 0,5-1 mm, le plus souvent en position médiane. Bractéole glabre à plus ou moins pubescente, subspatulée à lancéolée, longue de 0,8-1 mm, sommet aigu, tronqué, ou courtement acuminé. Bouton floral obovoïde. Fleur ⚥, tétramère, blanc rosé sur le vivant. Pédicelle trapu, parfois aussi large que le calice, glabre, long de 0,2-0,4 mm. Calice glabre à éparsement pubescent, cupulaire cylindrique, long de 0,3-0,5 mm ; lobes libres largement deltoïdes à deltoïdes, longs de 0,15 mm ou moins, marge parfois fimbriée, sommet aigu. Corolle glabre (ou quelques poils), longue de 2,5-3 mm ; lobes libres plus ou moins elliptiques, longs de 1,25-1,5 mm, sommet épaissi aigu. Androcée à 8 étamines libres ; filets longs de 5,75-6,5 mm, s'élargissant progressivement vers le sommet ; anthère largement ellipsoïde, longue de 0,25 mm. Pistil à stipe long de 0,5-0,75 mm ; ovaire courtement pubescent-hirsute à hirsute, ellipsoïde-oblongoïde, long de 0,6-0,75 mm, à 8-9 ovules ; style grêle long de 5,25-6 mm, se terminant en stigmate à pointe effilée.

Fruit inconnu.

M. ikondensis a de réelles affinités avec *M. onilahensis* R. Vig. ; cependant un certain nombre de caractères permettent une séparation nette des deux taxons :

M. ikondensis	*M. onilahensis*
Spinescence éparse sur les entrenœuds uniquement.	Spinescence à 1 ou 3 aiguillons au niveau des feuilles uniquement.
Axe de la penne étroitement canaliculé.	Axe de la penne subplat.
2-3 paires de folioles par penne.	1 paire de folioles par penne.
Longueur des folioles ne dépassant pas 14 mm.	Longueur des folioles atteignant 32 mm.
Nervation du limbe non pseudo-palmée.	Nervation du limbe pseudo-palmée.
Bractée sur le pédoncule inflorescentiel.	Pas de bractée sur le pédoncule inflorescentiel.

M. ikondensis n'est connu que par trois échantillons qui présentent des variations importantes. Ainsi l'échantillon *Humbert 20205 quinquies* présente une pubescence assez dense tant sur les axes jeunes que sur toutes les parties des feuilles.

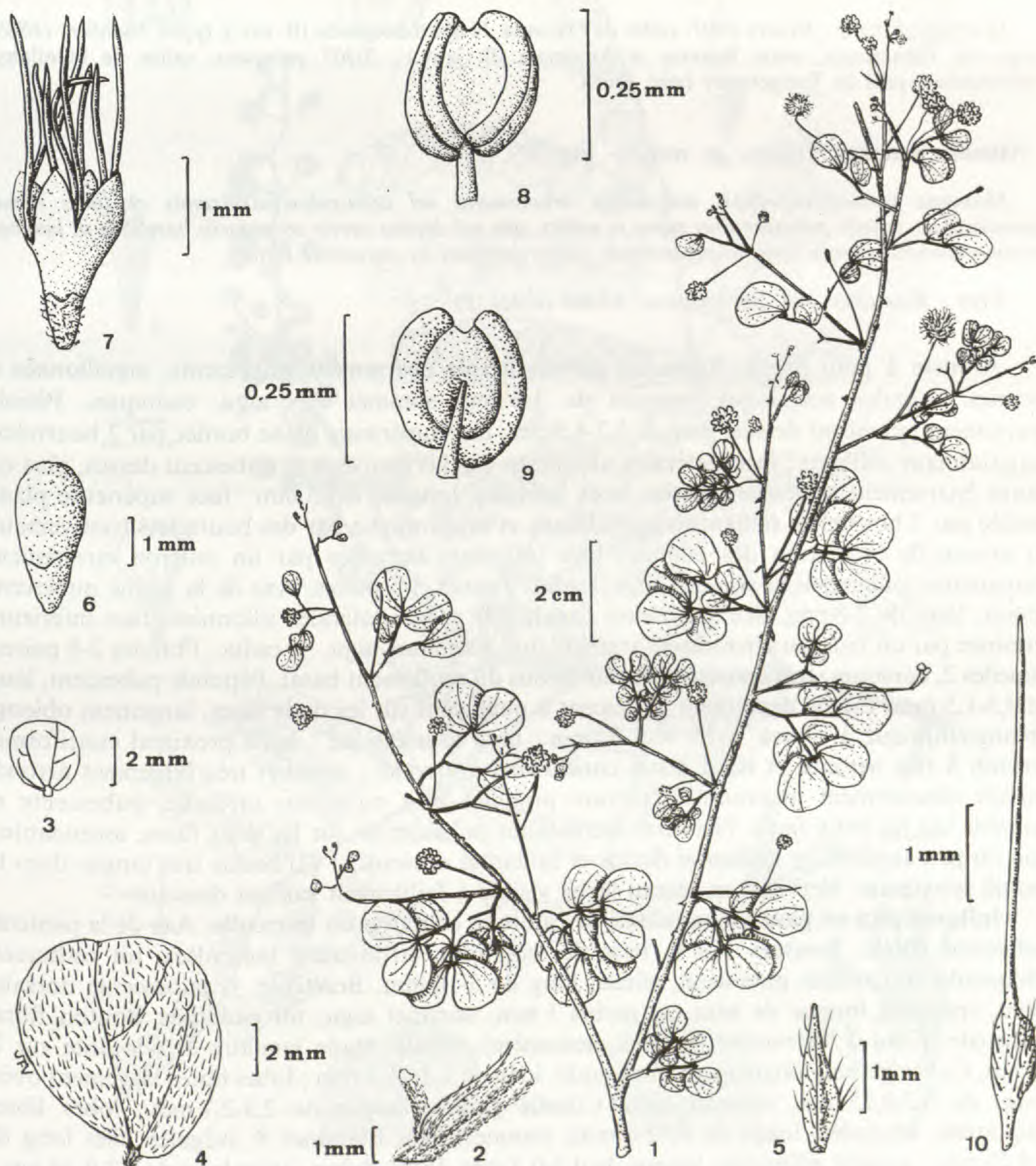


Fig. 1. — **Mimosa ikondensis** Villiers : **1**, aspect général ; **2**, stipule ; **3**, **4**, folioles ; **5**, bractéole ; **6**, bouton floral ; **7**, fleur ; **8**, **9**, anthère face ventrale et dorsale ; **10**, pistil. (1-3, *Humbert 19886* ; 4-10, *Decary 8907*).

Cette espèce est endémique de Madagascar. Son aire actuellement connue se limite au domaine du Sud de la région occidentale. Elle se rencontre dans les formations ligneuses (bush ou forêt xérophylle).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Decary 8907*, vallée de l'Ikonda, N d'Ambovombe (fl. avr.), type ; *Humbert 19886*, gorges du Fiharenana, entre Beantsy et Anjamala (fl. janv.) ; *20205 quinquies*, vallée de l'Onilahy, Andranomay, près de Tongoborry (stér. févr.).

2. **Mimosa mainaea** Villiers, *sp. nov.* — Fig. 2.

Mimosae tanalarum *affinis sed habito arborescenti vel arbusculescenti, ramis et foliis minus spinescentibus, foliolis pubescentibus supra et subter, uno vel duobus nervis secundariis basalibus in laminae proxima dimidia, stipulis longe elongatissimis, calice ampliore et angustiore differt.*

TYPE : *Keraudren 488*, Madagascar, 3.1960 (holo-, P).

Arbuste à petit arbre. Rameaux glabres à très éparsement pubescents, aiguillonnés à inermes. Stipules aciculaires, longues de 3-5 mm, sommet très aigu, caduques. Pétiole éparsement pubescent dessus, long de 1,7-4,5 cm ; face supérieure plane bordée par 2 bourrelets longitudinaux saillants ; faces latérales sillonnées. Rachis éparsement pubescent dessus, plus ou moins éparsement pubescent sur les faces latérales, long de 6-9,5 mm ; face supérieure plane bordée par 2 bourrelets saillants longitudinaux et interrompue par des bourrelets transversaux au niveau de l'insertion des pennes ; face inférieure terminée par un mucron étroitement triangulaire, pubescent, à sommet aigu, caduc. Pennes 3-5 paires. Axe de la penne pubescent dessus, long de 2-8 cm, face supérieure canaliculée ; faces latérales sillonnées, face inférieure terminée par un mucron étroitement triangulaire, à sommet aigu, ± caduc. Folioles 2-8 paires. Stipelles 2, coniques, très courtes, juste au-dessus du renflement basal. Pétiolule pubescent, long de 0,5-1,5 mm. Limbe densément pubescent à pubescent sur les deux faces, largement oblong, oblong-elliptique à obové, 6-25 × 5-20 mm ; base asymétrique : bord proximal cunéiforme, arrondi à très arrondi et bord distal cunéiforme à arrondi ; sommet très largement arrondi parfois obscurément mucronulé. Nervure primaire plus ou moins médiane, pubescente et saillante sur les deux faces. Nervures secondaires pubescentes sur les deux faces, ascendantes, non ou peu arquées, ± saillantes dessus et saillantes dessous ; 1 (2) basale très longue dans la moitié proximale. Nervilles en réseau lâche visible à faiblement saillant dessous.

Inflorescence en panicule terminale de capitules solitaires ou fasciculés. Axe de la panicule pubescent côtelé. Bractées 3 à la base des capitules, étroitement lancéolées, tôt caduques. Pédoncule du capitule pubescent, côtelé, long de 5-10 mm. Bractéole ± pubescente dorsalement, spatulée, longue de plus ou moins 1 mm, sommet aigu, tôt caduque. Bouton floral ellipsoïde. Fleur ⚥, tétramère (parfois pentamère), sessile, blanc jaunâtre et odorante sur le vivant. Calice glabre, longuement obconique, long de 1,25-1,5 mm ; lobes libres largement ovés, longs de 0,2-0,25 mm, sommet aigu. Corolle glabre, longue de 2,3-2,7 mm ; lobes libres elliptiques, lancéolés, longs de 0,75-1 mm, sommet aigu. Etamines 8, inégales, filet long de 4-4,75 mm ; anthère ellipsoïde, longue de 0,2-0,3 mm. Pistil glabre ; stipe long de 0,2-0,25 mm ; ovaire oblongoïde à ellipsoïde, long de 0,6-0,75 mm, à 8-9 ovules ; style long de 3-4 mm, se terminant en stigmate effilé aigu.

Fruit inconnu.

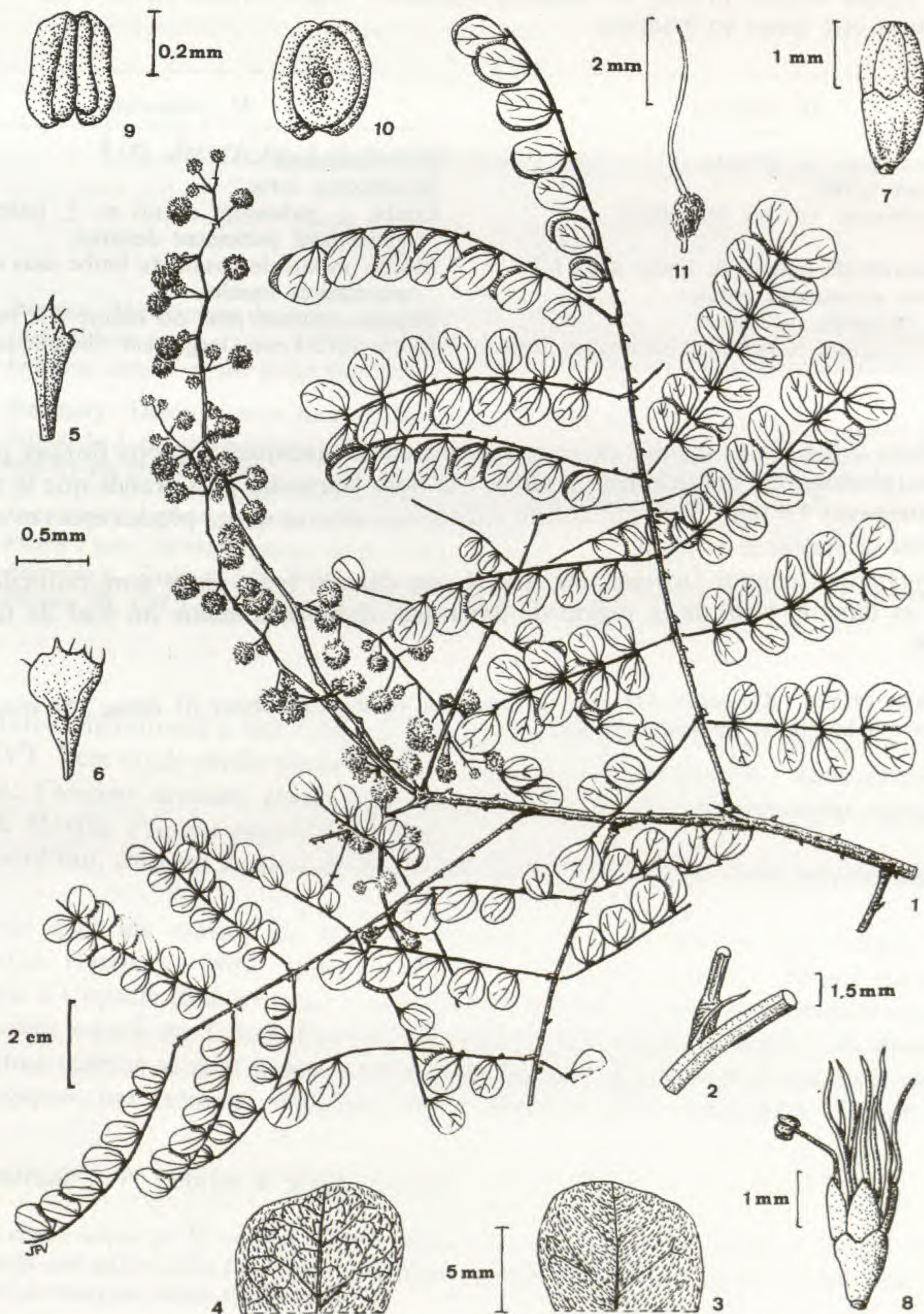


Fig. 2. — **Mimosa mainaea** Villiers : **1**, aspect général ; **2**, stipule ; **3**, **4**, foliole détail face sup. et inf. ; **5**, **6**, bractéoles ; **7**, bouton floral ; **8**, fleur ; **9**, **10**, anthère face ventrale et dorsale ; **11**, pistil. (1-4, 6, 8, 11, *Keraudren 488* ; 5, 7, 9-10, *Service forestier 530 SF*).

Cette espèce semble proche de *Mimosa tanalarum* Viguier. Cependant des différences nettes peuvent être mises en évidence :

M. mainaea	*M. tanalarum*
Port arborescent ou arbustif.	Port lianescent.
Spinescence faible.	Spinescence forte.
Limbe pubescent sur les deux faces.	Limbe ± pubescent dessus et ± pubescent à éparsement pubescent dessous.
Moitié proximale basale du limbe avec 1-2 nervures secondaires basales.	Moitié proximale basale du limbe sans nervures secondaires basales.
Stipules allongées, 3-5 mm.	Stipules courtes, plus ou moins 0,75 mm.
Calice 1,25-1,5 mm, longuement obconique étroit.	Calice 0,75-1 mm, largement obconique.

Les deux échantillons connus de cette espèce portent quelques boutons floraux parasités dont la morphologie est notablement modifiée : ils sont beaucoup plus grands que la normale (corolle atteignant 3,4 mm), avec une courte pubescence externe et des pétales épais et coriaces, il n'y a plus ni androcée ni pistil.

M. mainaea n'a, pour l'instant, été récolté que dans la forêt sèche semi-caducifoliée du Zombitsy et dans le bush de la région de Sakaraha, dans le domaine du Sud de la région occidentale.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Keraudren 488*, env. de Sakaraha, forêt de Zombitsy (fl. mars) ; *Service forestier 530 SF*, entre Sakaraha et Besorotra (fl. févr.).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, nᵒˢ 3-4 : 233-237.

Un *Justicia* (*Acanthaceae*) nouveau du Tchad

J.-P. LEBRUN, A. L. STORK & J. WÜEST

Résumé : Description de *Justicia hedrenii* J.-P. Lebrun & A. L. Stork, nouvelle espèce du Tchad ressemblant au *J. striata* (Klotzsch) Bullock duquel il se distingue par ses feuilles et bractées linéaires sessiles et ses fruits plus larges.

Summary : Description of *Justicia hedrenii* J.-P. Lebrun & A. L. Stork, a new species from Chad similar to *J. striata* (Klotzsch) Bullock from which it differs by its linear, sessile leaves and bracts, and by its broader fruit.

Jean-Pierre Lebrun, Institut d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux, 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons Alfort Cedex, France.
Adélaïde L. Stork et Jean Wüest, Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Case Postale 60, CH 1292 Chambésy (GE), Suisse.

Le Tchad méridional a fait l'objet d'importantes récoltes de la part des agropastoralistes de l'IEMVT. Leur étude révéla plusieurs taxons nouveaux parmi lesquels : *Aponogeton fotianus* J. Raynal, *Ctenium newtonii* Hack. var. *annuum* J.-P. Lebrun, *Commicarpus raynalii* J.-P. Lebrun & Meikle, *Pycreus pagotii* J. Raynal.

Aujourd'hui, c'est un *Justicia* de la section *Harnieria* que nous nous croyons autorisés à décrire.

Depuis quelques années les espèces africaines de cette section font l'objet d'études approfondies (HEDRÉN, 1986, 1988*a-c*, 1989*a,b*, 1990*a,b*). L'auteur, Mikael HEDRÉN de l'Université d'Uppsala (Suède) nous a amicalement fait part de ses commentaires concernant notre nouvelle espèce du Tchad. Pour lui témoigner notre gratitude, nous la lui dédions.

D'autres auteurs se sont penchés sur la classification des *Justicia* et sur leurs caractères morphologiques, par exemple : MORTON, 1978 ; GRAHAM, 1988 ; IMMELMAN, 1990*a,b*.

Justicia hedrenii J.-P. Lebrun & Stork, *sp. nov.*

Herba annua usque ad 50 cm alta ramis mollibus vel repentibus munita. Justiciae striatae (Klotzsch) Bullock *similis sed differt foliis bracteisque linearibus sessilibus et fructu latiore circa 6 mm longo, 2,5 mm lato. Habitat in margine stagni ephemeri.*

TYPUS : *Fotius 1850*, Tchad, Ninga (carte Laï), bord de mare temporaire avec *Vetiveria nigritana*, fl., fr., 25.11.1969 (holo-, ALF ; iso-, P).

Herbacée annuelle, haute d'environ 50 cm (Fig. 1). Tige molle, d'abord plus ou moins rampante, portant de rares racines aux premiers entre-nœuds, puis dressée, d'environ 3 mm de diamètre à la base, un peu charnue-spongieuse à la base, striée-canaliculée longitudinalement, souvent teintée de brun-rouge, munie de courts poils crochus ; entre-nœuds inférieurs et moyens longs de 40-70 mm. Indumentum épars, limité à deux côtes longitudinales de la tige se trouvant entre les lignes formées par la paire de feuilles supérieures (ressemble ainsi au *J. capensis* ; cf. Hedrén, 1988*a* : p. 350). Feuilles opposées, entières, linéaires, longues d'environ 30-35 mm, larges de 2-3 mm ; elles sont arrondies, obtuses à leur apex, munies de poils épars, pluricellulaires.

Inflorescences sub-sessiles, placées à l'aisselle des feuilles, regroupant trois fleurs dont la médiane souvent avortée, portée par un pédicelle très court, les latérales étant plus ou moins sessiles. Une bractée lancéolée, munie de poils pluricellulaires (Fig. 2) dépassant un peu la longueur de la fleur mais plus courte que les feuilles, sous-tend chaque fleur : celle-ci, longue d'environ 1 cm, à corolle mauve (lèvre supérieure blanchâtre striée de pourpre) sur les échantillons d'herbier, se compose d'un calice long de 4-5 mm, à 5 divisions brièvement soudées à la base, munies de longs poils pluricellulaires dirigés vers le haut, d'une corolle bilabiée, à lèvre inférieure trilobée, plus grande que la supérieure bilobée. Les deux étamines (Fig. 1, 2), chacune composée de deux loges superposées inégales et munie d'un appendice en forme de corne, semblent être dirigées vers l'extérieur (mécanisme de pollinisation) pendant la phase femelle. Des taches pigmentées caractérisant le *J. striata* ne semblent pas être présentes. L'extérieur de la corolle est finement poilu. Le fruit, légèrement poilu aux bords, ovale, mesure environ 6 mm de longueur et 2,5 mm de largeur ; ce fruit est stérile sur environ le quart inférieur de sa longueur ; il comprend 4 « loges » abritant chacune une graine réniforme à surface ruguleuse (Fig. 1, 2). Pollen allongé à 2 pores (Fig. 2).

La nouvelle espèce ressemble à *J. striata* (Klotzsch) Bullock qui se distingue par :

— ses feuilles pédonculées à limbe lancéolé ;

— ses bractées elliptiques ou ovales pédonculées (pédoncule de 1-1,5 mm de longueur), le limbe mesurant 5-7,5 mm de longueur et environ 3 mm de largeur ; l'aspect des poils est également différent ;

— ses étamines munies de taches pigmentées ;

— ses fruits allongés, elliptiques, stériles à la base sur le tiers de la longueur, les valves poilues mesurant 6-7 mm de longueur et 1,5 mm de largeur (chez *J. hedrenii* 6 mm et 2,5 mm).

Où placer cette nouvelle espèce par rapport aux autres espèces africaines de la même section ? Dans son travail de 1989 (*b* : pages 55-61) Hedrén discute la phylogénie éventuelle des taxons étudiés (avec confirmation in litt. 29 août 1990). Parmi les caractères considérés comme primitifs notons, par exemple : inflorescences partielles à plusieurs fleurs pédicellées (cependant la présence de trois bractées et de fleurs sessiles serait un caractère dérivé) ; allogamie (étamines tournées vers l'extérieur) ; appendice de l'étamine long et étroit ; homocarpie. Cependant, une plante annuelle à tiges herbacées témoignerait d'un état dérivé. *J. hedrenii* serait ainsi une espèce primitive que Hedrén voudrait placer vers la base de son arbre phylogénétique (Hedrén, 1989*b* : p. 60).



Fig. 1. — **Justicia hedrenii** : **a**, plante entière (*Fotius 1850*, Tchad) ; **b**, **c**, rameaux latéraux avec inflorescences ; **d**, fleur ; **e**, infrutescence, détail ; **f**, apex du calice avec poils ; **g**, calice entourant le jeune fruit ; **h**, **i**, corolles avec étamines ; **k**, étamine avec loges superposées, vues externe et interne ; **l**, fruit, valves vues de l'intérieur, deux graines visibles en bas à gauche.

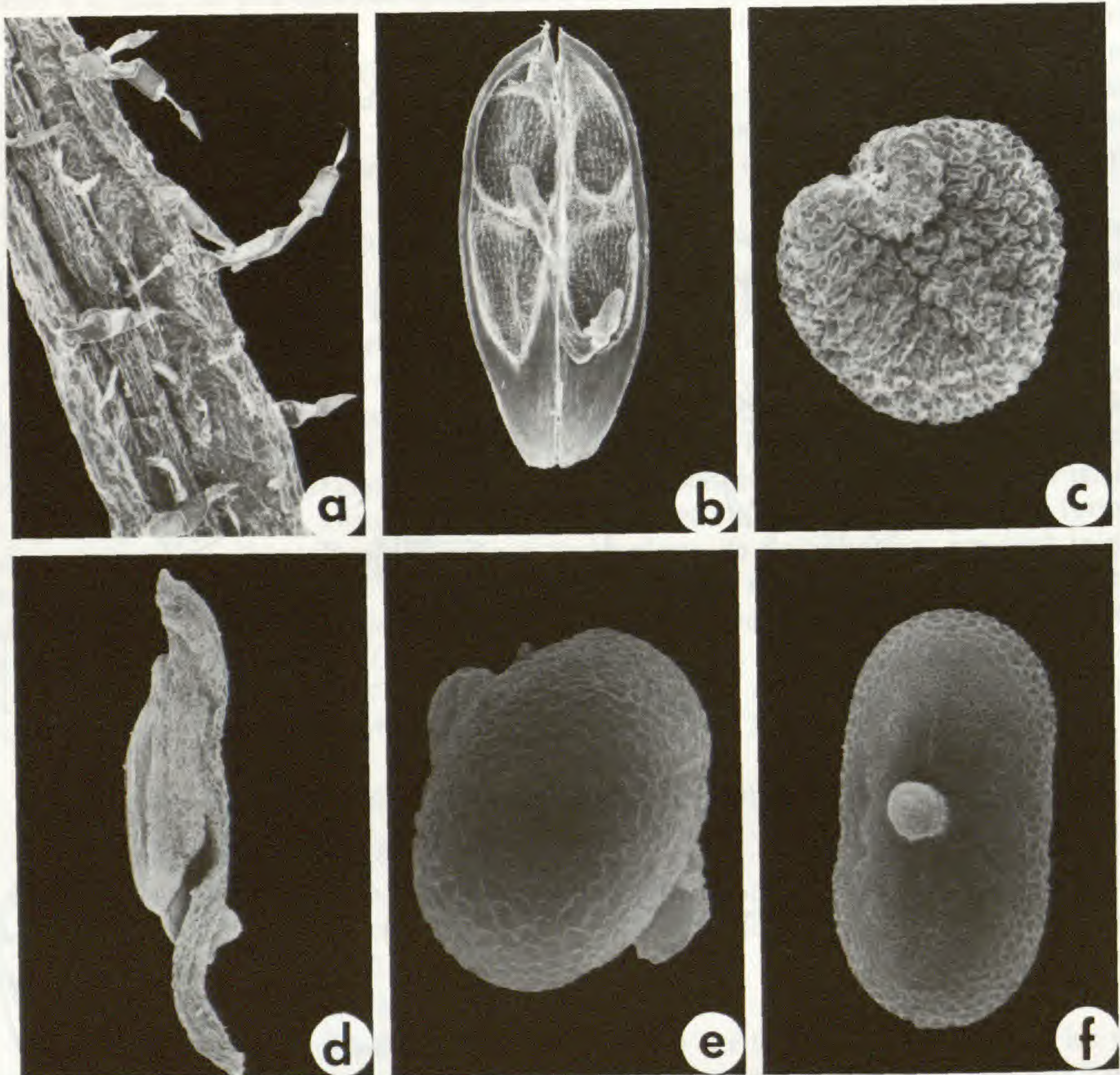


Fig. 2. — **Justicia hedrenii** : **a**, poils d'une bractée × 40 ; **b**, face interne d'une valve du fruit × 11 ; **c**, graine × 30 ; **d**, étamine × 32 ; **e**, **f**, grains de pollen, e × 2500, f × 1650. — Photographies MEB, Genève.

En Afrique, *Justicia* sect. *Harnieria* est présent au sud de la latitude 15° N, la région la plus riche en espèces se trouvant en Afrique Orientale tropicale. Peu de taxons sont connus de l'ouest et du centre africains. La découverte d'une nouvelle espèce au Tchad enrichit ainsi ce modeste cortège.

Nous adressons nos sincères remerciements à Madame Danielle Wust Calame qui a réalisé la Fig. 1.

BIBLIOGRAPHIE

GRAHAM, V. A. W., 1988. — Delimitation and infra-generic classification of *Justicia* (*Acanthaceae*). *Kew Bull.* 43 : 551-624.

HEDRÉN, M., 1986. — Two new species of *Justicia* sect. *Harnieria* (*Acanthaceae*) from Tanzania. *Nord. J. Bot.* 6 : 301-306.

HEDRÉN, M., 1988*a*. — The *Justicia capensis* species group (sect. *Harnieria, Acanthaceae*) in tropical Africa. *Kew Bull.* 43 : 349-359.

HEDRÉN, M., 1988*b*. — Two new species in *Justicia* sect. *Harnieria* (*Acanthaceae*) from tropical Africa. *Nord. J. Bot.* 8 : 161-165.

HEDRÉN, M., 1988*c*. — The taxonomy of the *Justicia mollugo* group (*Justicia* sect. *Harnieria, Acanthaceae*). *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 58 : 129-158.

HEDRÉN, M., 1989*a*. — Variation within *Justicia diclipteroides* s. lat. (*Justicia* sect. *Harnieria, Acanthaceae*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e sér., 10, sect. B, *Adansonia*, nº 4 : 345-367.

HEDRÉN, M., 1989*b*. — *Justicia* sect. *Harnieria* (*Acanthaceae*) in tropical Africa. *Symb. Bot. Upsal.* 29/1, 1 vol., 141 pages.

HEDRÉN, M., 1990*a*. — The *Justicia elegantula* complex (*Acanthaceae*) in tropical Africa. *J. Linn. Soc., Bot.* 103 : 263-280.

HEDRÉN, M., 1990*b*. — The *Justicia striata* complex in tropical Africa (*Justicia* sect. *Harnieria, Acanthaceae*). *Nord. J. Bot.* 10 : 357-398.

IMMELMAN, K. L., 1990*a*. — Studies in the southern African species of *Justicia* and *Siphonoglossa* (*Acanthaceae*) : seeds. *Bothalia* 20 : 49-59.

IMMELMAN, K. L., 1990*b*. — Studies in the southern African species of *Justicia* and *Siphonoglossa* (*Acanthaceae*) : indumentum. *Bothalia* 20 : 61-66.

MORTON, J. K., 1978. — A revision of the *Justicia insularis-striata* complex (*Acanthaceae*). *Kew Bull.* 32 : 433-448.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 239-242.

Novitates gabonenses 4 [1]. Another new species of *Impatiens* (*Balsaminaceae*) from Gabon

J. J. Bos

Summary : Description of *Impatiens columbaria* Bos, a new species in the *I. filicornu* Hook. f. aggregate *sensu* GREY-WILSON, on the basis of a 1985 collection from Gabon.

Résumé : Description d'*Impatiens columbaria* Bos, espèce nouvelle appartenant au groupe d'*I. filicornu* Hook. f. *sensu* GREY-WILSON, basé sur un spécimen récolté au Gabon en 1985.

J. J. Bos, Herbarium Vadense, Postbus 8010, 6700 ED Wageningen, The Netherlands.

Two years before the discovery of *Impatiens floretii* Hallé & Louis (HALLÉ & LOUIS, 1989) a joint collecting venture of the herbaria LBV and WAG procured living material of what proved to be yet another new *Impatiens* species. It was discovered near the base of a precipitous flank of an inselberg, approximately at 0°50′ N and 11°10′ E. Dry season prevailed and the specimens consisted of short fleshy prostrate stems, each provided with a single pubescent leaf, closely hugging the vertical cliff with hardly any soil to root in, in the shade of high forest. In this sterile condition it was initially considered to represent modest specimens of *Acanthonema* (*Gesneriaceae*) and live slips were collected for further cultivation in the conservatory at Wageningen. It was quite a surprise that the resulting plants, conventionally cultivated in pots, developed a more or less erect habit with much larger spirally arranged leaves, eventually producing long inflorescences bearing unmistakable *Impatiens* flowers.

An effort to identify the plants, despite the luxury of both a modern treatment of *Impatiens* for the Flore du Gabon (HALLÉ, 1962) and a recent monograph for Africa (GREY-WILSON, 1980) being available, did not, however, have satisfactory results. According to the key given in the Flore du Gabon one would arrive with some concessions at *Impatiens palpebrata* Hook. f. However, the dense pubescence in all parts except the perfectly glabrous inflorescence proper (i.e. except peduncle), the shape and size of the leaves, the lower sepal, its spur and the lateral petals, are in conflict with the delimitation given there for that species. Using the key in GREY-WILSON's monograph, one arrives without much difficulty in the *Impatiens filicornu* Hook. f. aggregate. Although the present species seems to be well accommodated here, it does not fit the description of any of its eight species, including *I. palpebrata*, admitted by GREY-WILSON.

1. Novitates gabonenses is a series of publications disseminating various botanical observations from Gabon, emanating from the cooperation between the Herbier National du Gabon (LBV) and the Herbarium Vadense (WAG).

Upon consultation, the author himself readily agreed that our plant represents a hitherto unrecognized new species, but somehow an intended joint publication of it never materialized. Although this new species is based on only a single gathering, and all plants cultivated today are vegetatively derived from the same collection, I do not hesitate to propose it as such. Its unique combination of clear-cut characters fully justifies its recognition at the specific level among the related taxa accepted at present. Postponement until additional material becomes available may have unfavourable consequences as its particular characters render it a plant of interesting horticultural potential, and as such it is urgently in need of a name.

As the number of epithets that has already been proposed in *Impatiens* is quite impressive, I was rather pleased that an appropriate epithet is still available. The playful resemblance of the flower as seen in profile, to a graceful pigeon alighting has led me to coin *Impatiens columbaria*. The accompanying photograph (Fig. 1) showing the flower in its natural position provides a rather unusual profile that does not match any illustration in GREY-WILSON's monograph.



Fig. 1. — **Impatiens columbaria** Bos, flower in profile.

Impatiens columbaria Bos, *sp. nov.* — Fig. 1, 2.

Herba foliis cordatis pubescentibus, fimbriis longissimis ornatis. Racemus elongatus multiflorus. Flores purpurei, a latere columbulum volantem simulantes, calcaribus parte distale abrupte constrictis.

TYPE : Culta WAG, *Laan 985* (holo-, WAG ; iso-, BR, K, LBV, P, YA) acc. *85PTGA 227* ex *Bos, v.d. Laan & Nzaby 10562*, July 1985, Gabon, 30 km E of chantier Abanga Leroy Gabon, 0°50′ N-11°10′ E, near the base of vertical flank of an inselberg in high forest.



Fig. 2. — **Impatiens columbaria** Bos : **1**, habit × 2/3 ; **2**, leaf detail, edge upper surface × 2 ; **3**, flower, frontal × 2/3 ; **4**, flower, lateral × 2 ; **5**, lateral sepal × 2 ; **6**, spurred lower sepal × 2 ; **7**, dorsal petal × 2 ; **8**, lateral petal × 2; **9**, androecium × 4; **10**, pistil × 4. *Laan 985* and living plants *85PTGA227 (Del.* W. WESSEL-BRAND).

Perennial herb with succulent stems, prostrate and rooting at nodes, cultivated plants erect or ascending, to 25 cm high in their vegetative part, stems maroon, juicy, to 10 mm in diam., densely pubescent with colourless hairs ; leaves spirally arranged, shiny bright green above, whitish green beneath ; petioles whitish green, up to ca. 5 cm long, densely clad in colourless straight hairs ; lamina hairy on both faces, 4-7 × 2.5-6.5 cm, ovate-orbicular, base cordate, apex acute to rounded, margins crenate, each rounded tooth tipped by a tiny mucro less than 1 mm long, the basal 1-3 teeth of each leafhalf tipped by considerably longer fimbriae (up to 10 mm long), these white to reddish and borne more or less perpendicular to the upper leaf face, midrib and 3-5 irregular pairs of lateral veins prominent on the lower leaf face.

Inflorescence a 4-10 or more flowered raceme, peduncles axillary, ca. 10-15 cm long, straight, borne erect, faintly reddish with short straight colourless hairs, rhachis glabrous, ca. 6-7 cm long, continuous to the peduncle, dull red, bracts cordate, acute, 3 × 2 mm, gradually diminishing in size towards the apex of the inflorescence, glabrous, reddish, margins entire ; pedicels horizontally spreading, 18-20 mm long, glabrous, dull red ; lateral sepals 2, 3.5 × 2.5 mm, ovoid, glabrous, dull maroon red, lower sepal up to 10 mm long, 7.5 mm deep, obliquely navicular, tapering into an upwardly-directed spur, ca. 6 mm long, 2 mm in diam., the recurved tip bent to the horizontal, abruptly narrowed to 0.5 mm in its extreme 2 mm, quite glabrous, generally reddish-purple outside with a paler white-tipped spur, inside with a fine purple reticulation on a diaphanous background ; petals glabrous, cyclamen-purple in colour, matching 74B to 74A of the RHS colour chart, dorsal petal broadly ovate, apiculate, 7-8 mm long, ca. 9 mm wide, shallowly cucullate, with a short median crest over its entire length dorsally, lateral united petals 17-19 mm long, upper 5-6 × 4 mm, obliquely elliptic, minutely apiculate, lower petal of each pair ca. 13 × 7.5 mm, including its ca. 2 mm long claw, oblong, obliquely emarginate, provided with a central tooth on the straight inner margin, distal halves of the lower petals overlapping each other, interlocked by their emargination and teeth ; anthers fused over the pistil, on glabrous, flattened, somewhat clavate filaments, up to 4 mm long, tightly clasping the glabrous ovary.

Developed fruits not yet known.

The species is only known from its initial collection and the vegetatively derived cultivated plants that have provided the type material. Living plants are available for distribution at WAG.

ACKNOWLEDGEMENTS : Thanks are due to Mrs. Wil WESSEL-BRAND for her fine illustration, to Prof. Dr. Ir. L. J. G. VAN DER MAESEN who provided the photograph and to the second form of 1987 of the Stedelijk Gymnasium (grammar school) in Arnhem for translating the latin diagnosis.

LITERATURE CITED

GREY-WILSON, C., 1980. — *Impatiens of Africa.* Balkema, Rotterdam, 235 p., 170 fig.

HALLÉ, N., 1962. — Balsaminacées. *Flore du Gabon* 4 : 11-48, *tab. 2-12.*

HALLÉ, N. & LOUIS, A. M., 1989. — Un nouvel *Impatiens* (*Balsaminaceae*) du Gabon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 11, sect. B, *Adansonia*, nº 1 : 11-15.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, nᵒˢ 3-4 : 243-273.

Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie

T. JAFFRÉ & J.-M. VEILLON

Résumé : L'inventaire floristique et structural d'une forêt sur alluvions et d'une forêt sur pentes a été réalisé dans le Parc Provincial de la Rivière Bleue située sur roches ultrabasiques (terrains miniers) dans le sud de la Nouvelle-Calédonie. Avec 209 espèces recensées sur 0,25 ha et 309 sur 2,79 ha, la forêt sur pentes apparaît plus riche que celle sur alluvions qui compte 138 espèces sur 0,25 ha et 219 sur 2,68 ha. La comparaison du nombre d'espèces représentées par des individus d'un diamètre ≥ 10 cm trouvés sur une surface de l'ordre de 1 ha, pour différentes forêts tropicales, indique que les forêts étudiées ici sont sensiblement moins riches qu'en Nouvelle-Guinée et en Malaisie mais plus riches qu'en Afrique de l'Ouest. Les espèces de la forêt sur alluvions appartiennent à 142 genres et 67 familles et celles de la forêt sur pentes à 166 genres et 70 familles. Les deux forêts ont en commun 178 espèces. L'importance des principales familles en nombre de genres et d'espèces, est donnée pour les 2 catégories de forêts. Au niveau de la famille, la différence principale entre les deux forêts réside dans la prédominance sur pentes des Myrtacées qui représentent 10,36 % des espèces contre seulement 3,65 % sur alluvions. L'examen de la densité des tiges d'un dbh ≥ 2 cm montre que la forêt sur pentes se différencie de celle sur alluvions par un nombre plus élevé de tiges d'un diamètre ≤ 30 cm ; les valeurs étant sensiblement égales ou inférieures pour les classes de diamètres ≥ 30 cm. Dans les forêts étudiées la densité des tiges d'un diamètre ≥ 10 cm (1533 sur pentes et 1183 sur alluvions) est relativement élevée par rapport à la moyenne pantropicale. Par contre, elle reste inférieure pour un dbh ≥ 60 cm avec respectivement 7,7 tiges/ha sur pentes et 15,7 tiges/ha sur alluvions. Les densités de tiges rapportées à l'hectare sont calculées par famille et par espèce et l'importance des espèces est analysée par classe de diamètres. Il ressort que le nombre des espèces représentées par des individus d'un diamètre compris entre 2 et 10 cm est beaucoup plus grand en forêt sur pentes qu'en forêt sur alluvions où l'on note une forte prédominance d'un petit nombre d'espèces du sous-bois. Les surfaces terrières qui s'établissent pour les diamètres ≥ 10 cm à 49,54 m^2/ha pour la forêt sur pentes et à 47,01 m^2/ha pour la forêt sur alluvions sont relativement élevées par rapport aux valeurs données pour différentes forêts tropicales. L'examen de la surface terrière par taxon fait ressortir la prédominance des Sapotacées dans les deux cas, suivies des Araliacées, des Cunoniacées, des Myrtacées, des Sapindacées et des Légumineuses dans la forêt sur alluvions, des Guttifères, Légumineuses, Palmiers, Cunoniacées, Icacinacées, Myrtacées dans la forêt sur pentes.

Summary : A floristic and structural inventory has been made of the forest on alluvium and on slopes in the Rivière Bleue Provincial Park situated in the South of New Caledonia on ultrabasic rocks (terrains miniers). With 209 species recorded on 0.25 ha and 309 on 2.79 ha the slope forest appears richer than that on alluvium which has 138 species on 0.25 ha and 219 on 2.68 ha. Comparison in different tropical forests of the number of species represented by individuals with a diameter of 10 cm or more on a surface of the order of 1 ha shows that the forests studied here are distinctly less rich than in New Guinea or Malesia but richer than in West Africa. The species of the forest on alluvium belong to 142 genera and 67 families and those of slope forest to 166

genera and 70 families. The two forests have 178 species in common. The importance of the principal families in number of genera and species is indicated for the 2 types of forest. At family level the main difference between the two forests is the predominance on slopes of *Myrtaceae* with 10.36 % of species as against only 3.65 % on alluvium. Examination of the density of stems of dbh 2 cm or more shows that the slope forest differs from that on alluvium by a greater number of stems of diameter below 30 cm, the values being much the same or lower for the diameter classes above 30 cm. In the forests studied the density of stems of diameter 10 cm or over (1533 on slopes and 1183 on alluvium) is relatively high compared with the pantropical average. It is however less for a dbh of 60 cm or over with respectively 7.7 stems/ha on slopes and 15.7 stems/ha on alluvium. The stem density per hectare is calculated by family and by species and the values for species are analysed by diameter classes. It emerges that the number of species represented by individuals of diameter between 2 and 10 cm is much greater in slope forest than in that on alluvium where a marked predominance of a few undergrowth species is observed. The ground surfaces occupied for diameter of 10 cm or above, estimated at 49.54 m^2/ha for slope forest and at 47.01 m^2/ha for forest on alluvium, are comparatively high in relation to figures available for various tropical forests. Ground surface occupied by taxon shows in each case the predominance of *Sapotaceae*, followed in the forest on alluvium by *Araliaceae, Cunoniaceae, Myrtaceae, Sapindaceae* and *Leguminosae*, and in slope forest by *Guttiferae, Leguminosae, Palmae, Cunoniaceae, Icacinaceae* and *Myrtaceae*.

Tanguy Jaffré et Jean-Marie Veillon, Centre O.R.S.T.O.M., B.P. A5, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.

INTRODUCTION

L'étude porte sur le massif forestier situé dans le Parc Territorial de la Rivière Bleue à 60 km à l'Est de Nouméa, au centre du Grand Massif péridotitique du Sud de la Grande Terre (Fig. 1). Il s'agit d'une forêt dense humide telle qu'elle a été définie pour la Nouvelle-Calédonie (Morat et al., 1981) et qui, comme la plupart des forêts de basse et moyenne altitude, a fait l'objet d'une exploitation forestière sélective, peu intense, depuis le début du siècle. Toute exploitation forestière a cependant cessé dans la zone étudiée depuis plus de 40 ans, aussi les traces de coupes sont peu perceptibles et se confondent avec celles d'anciens chablis naturels. Comme la plupart des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie, la forêt de la Rivière Bleue présente une voûte culminant à 20-25 m et un sous-bois relativement dense d'arbustes et de jeunes plants.

Les forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie ont fait l'objet de peu d'études hormis un inventaire forestier portant sur les arbres d'un diamètre supérieur à 40 cm (C.T.F.T., 1975) et une étude floristique et phytogéographique globale (Morat, Veillon & MacKee, 1984).

Le but de cette étude est de préciser les caractères floristiques et structuraux de deux catégories de forêts l'une sur alluvions, l'autre sur pentes et de les comparer à ceux d'autres forêts tropicales. Réalisée dans le périmètre d'une réserve, l'étude pourra servir de base utile pour des recherches ultérieures sur l'évolution de la forêt.

MÉTHODE D'ÉTUDE

L'inventaire des espèces (exclusion faite des épiphytes et des ptéridophytes, hormis 2 *Cyathea* arborescents) et le dénombrement de tous les individus d'un diamètre ≥ 10 cm, à 1,30 m de hauteur (dbh), ont été effectués sur 5 parcelles de 0,52 à 0,56 ha totalisant 2,68 ha sur alluvions et 5 parcelles de 0,53 à

0,61 ha totalisant 2,79 ha sur pentes. A l'intérieur de chaque parcelle, sur une surface carrée de 0,25 ha subdivisée en 25 placettes de 10 m de côté, la limite inférieure des diamètres des individus répertoriés a été portée à 5 cm. Les tiges d'un diamètre compris entre 2 et 5 cm ont été également prises en compte dans 10 placettes de 10 × 10 m disposées en 2 bandes de 10 × 50 m dans chaque parcelle. Ainsi l'inventaire des diamètres compris entre 2 et 5 cm a-t-il porté sur un total de 0,50 ha et celui des diamètres compris entre 5 et 10 cm sur 1,25 ha.

CONDITIONS DE MILIEU

TOPOGRAPHIE ET LOCALISATION

La forêt sur alluvions s'étend à une altitude de 160 m sur une largeur de 100 à 300 m de chaque côté de la Rivière Bleue sur environ 4 km le long de son cours inférieur avant qu'elle ne se jette dans le lac artificiel du barrage de Yaté.

La forêt sur pentes (dont la superficie est de l'ordre de 150 ha) occupe les bas versants et les pentes moyennes, les hauts versants souvent très abrupts étant occupés par une forêt basse passant progressivement au maquis paraforestier et au maquis ligno-herbacé. Les parcelles étudiées sont situées sur des pentes moyennes de 40 à 60 % à une altitude comprise entre 160 et 250 m, sur la rive droite de la Rivière Bleue (Fig. 1).

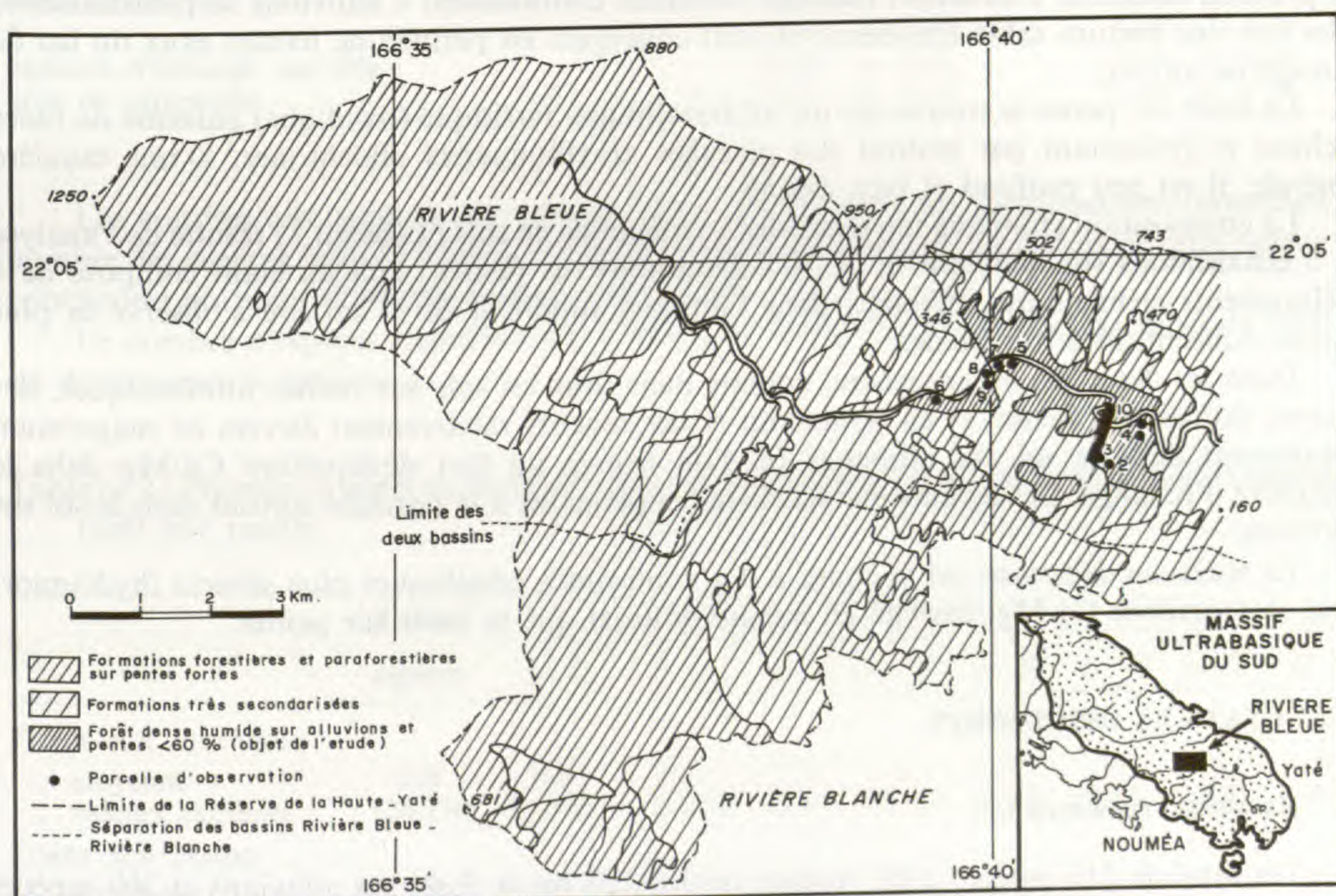


Fig. 1. — Localisation des forêts étudiées.

Climat

La pluviométrie moyenne calculée sur une période de 10 ans par le Service de l'Hydrologie de l'ORSTOM, pour une station proche des forêts étudiées, s'établit à 3181 mm avec une moyenne de 215 jours de pluie par an. La pluviométrie mensuelle moyenne la plus élevée s'établit à 428 mm pour le mois de février et la plus basse à 63 mm pour le mois de septembre.

La température moyenne annuelle observée à découvert à la station forestière de Ouénarou, à l'entrée du Parc Territorial, est de 21°C, avec des maxima supérieurs à 30° et des minima inférieurs à 10°.

En sous-bois dans la forêt sur alluvions la température moyenne enregistrée par Chazeau & Tillier (comm. pers.), sur une période allant de novembre 1986 à octobre 1987, varie de 21,3° en janvier à 14,7° en juillet. Un minimum de 11,7° est observé en septembre et un maximum de 25,1° en décembre.

L'hygrométrie moyenne enregistrée au cours de la même période varie de 74 % en janvier à 85 °/₀ en mars, mai et août. Un minimum de 60 °/₀ a été observé en janvier.

Conditions édaphiques

Le substrat géologique est constitué de péridotites. La forêt sur alluvions se trouve sur un sol profond constitué d'alluvions récentes nommées couramment « alluvions serpentineuses ». Elles ont une texture sablo-limoneuse et sont engorgées en période de hautes eaux du lac de barrage en amont.

La forêt sur pente se trouve sur un sol ferrallitique ferritique (oxydique) parsemé de blocs rocheux et présentant par endroit des placages gravillonnaires allochtones. D'une manière générale, il est peu profond et bien drainé.

La composition chimique moyenne des 2 catégories de sols (Tableau 1) résulte de l'analyse de 5 échantillons sur alluvions et de 10 échantillons sur pentes ; chacun étant composé de 4 prélèvements élémentaires effectués dans l'horizon supérieur (0-15 cm) où s'observe la plus grande concentration de racines.

Dans les deux cas on enregistre, comme dans tous les sols sur roches ultrabasiques, des teneurs faibles en calcium et en potassium et des teneurs relativement élevées en magnésium notamment dans le sol sur alluvions où l'on trouve un fort déséquilibre Ca/Mg dans le complexe d'échange. Les teneurs en nickel sont supérieures à la normale surtout dans le sol sur alluvions.

La forêt sur alluvions est soumise à des contraintes édaphiques plus sévères (hydromorphie, déséquilibre Ca/Mg, toxicité en métaux lourds) que la forêt sur pentes.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Richesse floristique

Un total de 219 espèces a été recensé sur les 2,68 ha de forêt sur alluvions et 309 espèces sur les 2,79 ha de forêt sur pentes.

Tableau 1 : Caractéristiques chimiques du sol.

	Sol sur alluvions		Sol sur pentes	
pH	6,00	± 0,05	4,88	± 0,07
C ‰	49,9	± 1,83	33,05	± 2,03
N ‰	3,8	± 0,27	2,10	± 0,12
C/N	12,8	± 0,17	15,75	± 0,35
Eléments totaux (%)				
Ca	0,042	± 0,005	0,046	± 0,02
Mg	1,69	± 0,12	0,31	± 0,03
K	0,01	–	0,01	–
Na	0,01	–	0,01	–
Fe	32,24	± 0,44	43,72	± 0,98
Ni	0,83	± 0,002	0,67	± 0,004
Cr	3,53	± 0,31	2,51	± 0,17
Co	0,088	± 0,002	0,070	± 0,004
Mn	0,64	± 0,008	0,47	± 0,033
Bases échangeables (me/100g)				
Ca	0,26	± 0,08	0,95	± 0,20
Mg	9,96	± 0,49	0,86	± 0,15
K	0,088	± 0,009	0,078	± 0,007
Na	0,094	± 0,016	0,060	± 0,004
S	10,40	± 0,45	1,94	± 0,18
capacité d'échange me/100g	18,66	± 0,64	9,14	± 0,41
taux de saturation	55,7	± 1,13	21,58	± 2,16

Les courbes aire-espèces par parcelle (Fig. 2) indiquent un accroissement important du nombre des espèces jusqu'à 2500 m^2 et un accroissement plus lent au-dessus de cette valeur qui correspond au point d'infléchissement des courbes.

Le nombre d'espèces recensées pour différentes limites de dbh sur des parcelles de 2500 m^2 est donné dans le tableau 2.

Tableau 2 : Nombre d'espèces recensées sur 5 parcelles de 2500 m^2 de forêt sur alluvions et de forêt sur pentes.

	Toutes	dbh cm							
	espèces	≥ 2	≥ 5	≥ 10	≥ 20	≥ 30	≥ 40	≥ 50	≥ 60
Forêt sur alluvions									
moyenne	138	100	83	59	31	19	11	6	4
valeurs extrêmes	124-150	91-108	75-92	54-63	29-38	17-21	8-13	3-8	2-5
Forêt sur pentes									
moyenne	209	153	116	69	32	15	8	4	1,5
valeurs extrêmes	199-227	140-175	109-129	63-72	24-40	12-17	6-10	3-6	1-3

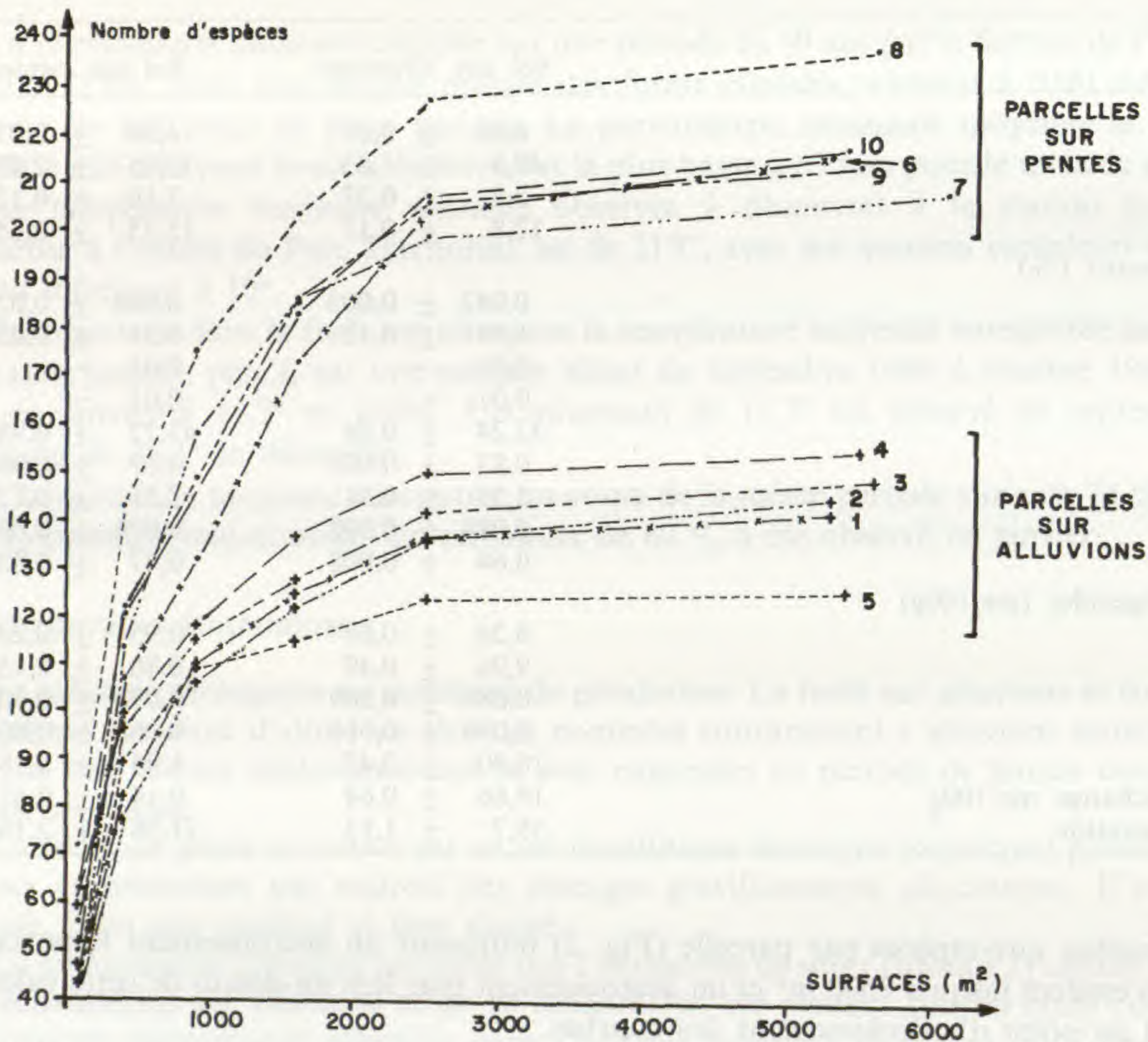


Fig. 2. — Courbe aire-espèces pour les différentes parcelles étudiées.

La flore de la forêt sur pentes apparaît plus riche que celle de la forêt sur alluvions. Toutefois la différence s'estompe lorsque ne sont pris en compte que les arbres d'un diamètre ≥ 20 cm et s'inverse pour les arbres d'un diamètre ≥ 30 cm. Pour les diamètres ≥ 5 cm, les valeurs observées sont du même ordre de grandeur que celles données par PUIG & LESCURE (1981), qui dénombrent 74 à 120 espèces dans 4 parcelles de 2500 m² en forêt guyanaise.

Une plus large comparaison de la richesse floristique des forêts de la Rivière Bleue avec celles d'autres régions intertropicales du monde peut être réalisée à partir de données rassemblées dans le tableau 3.

Les forêts étudiées en Nouvelle-Calédonie apparaissent sensiblement plus pauvres que les forêts de Nouvelle-Guinée et de Malaisie, nettement plus riches que les forêts de l'Afrique de l'Ouest et d'une richesse équivalente à certaines forêts d'Amazonie dont la variabilité de la diversité floristique a été soulignée par GENTRY (1982).

TABLEAU 3 : Nombre d'espèces représentées par des arbres de diamètre ≥ 10 cm dans différentes forêts de la zone intertropicale.

LOCALITÉS	Surf. ha	Nombre d'espèces
Nouvelle-Calédonie		
forêt sur alluvions	1,25	103
forêt sur pentes	1,25	131
Nouvelle-Guinée (PAIJMANS, 1970)		
mi pente (1125 m)	0,8	122
pente (825 m)	0,8	147
plateau (700 m)	0,8	145
plateau alluvial (600 m)	0,8	116
Sarawak (PROCTOR et al., 1983)		
forêt alluviale	1	223
forêt à Diptérocarpacées	1	214
forêt sur podzols	1	123
forêt sur calcaire	1	73
Sulawesi (WHITMORE & SIDIYASA, 1986)	1	109
Kalimantan (KARTAWINATA et al., 1981)		
Wanariset	1	149
	1,6	239
Lempuke	1	128
	1,6	205
Sumatra (KARTAWINATA et al., 1981)		
Ketambe	1	107
	1,6	172
Sabah (PROCTOR et al., 1988)		
280 à 540 m d'altitude	0,4	83-104
610 à 700 m	0,24	91
Amazonie Vénézuélienne (UHL & MURPHY, 1981)	1	83
	1	79
	1	63
Amazonie Vénézuélienne (ROLLET, 1969, *in* ORSTOM/UNESCO, 1983)	1	87
Surinam (DAVIS & RICHARDS, 1934, *in* BLACK et al., 1950)	1,49	59-94
Surinam (MAAS, 1971)	1,25	135
Amazonie Brésilienne (BLACK et al., 1950)	1	60
	1	87
Amazonie Brésilienne (PRANCE et al., 1982)	1	179*
Nigeria (RICHARDS, 1939, *in* WHITMORE & SIDIYASA, 1986)	1,49	23-47
Cameroun (RICHARDS, 1939, *in* WHITMORE & SIDIYASA, 1986)	1,49	73

* diamètre ≥ 15 cm.

Composition floristique

Les 219 espèces de la forêt sur alluvions appartiennent à 142 genres et 67 familles et les 309 espèces de la forêt sur pentes à 166 genres et 70 familles (cf. liste en annexe).

Sur un total de 350 espèces inventoriées, 178 sont communes aux deux forêts, 41 se trouvent exclusivement dans la forêt sur alluvions et 131 ne se rencontrent qu'en forêt sur pentes.

Parmi les espèces exclusives de la forêt sur alluvions, on trouve plusieurs espèces abondantes dans la strate arbustive : *Alstonia vieillardii* (Apocynacées), *Ficus webbiana* (Moracées), *Gardenia conferta* (Rubiacées), *Hybanthus austrocaledonicus* (Violacées), *Pisonia gigantocarpa* (Nyctaginacées) et une seule espèce arborescente *Gymnostoma webbianum* (Casuarinacées). Par contre dans la forêt sur pentes, on a recensé une dizaine d'espèces arborescentes, qui ne se trouvent pas sur alluvions. C'est le cas en particulier de : *Araucaria bernieri* (Araucariacées), *Canarium oleiferum* (Burséracées), *Caryophyllus xanthostemifolius* et *Pleurocalyptus pancheri* (Myrtacées), *Codia arborea, Cunonia balansae* et *Pancheria sp.* (Cunoniacées), *Flindersia fournieri* (Flindersiacées), *Montrouziera gabriellae* (Guttifères), *Nemuaron vieillardii* (Athérospermatacées), *Oncotheca humboldtiana* (Oncothécacées)...

Une vingtaine d'espèces du sous-bois appartenant à des familles variées n'ont été rencontrées qu'en forêt sur pentes où elles partagent l'espace avec des espèces communes aux deux forêts.

L'importance des principales familles en nombre de genres et d'espèces est donnée respectivement pour la forêt sur alluvions et pour la forêt sur pentes dans les tableaux 4 et 5.

Dans la forêt sur alluvions, 12 familles représentées par plus de 6 espèces totalisent plus de 50 °/₀ des espèces. Dans la forêt sur pentes ce pourcentage est atteint pour 10 familles représentées par au moins 10 espèces chacune.

Au nombre des 10 familles les mieux représentées, figurent dans les 2 cas : les Apocynacées, les Araliacées, les Euphorbiacées, les Lauracées, les Myrtacées, les Rubiacées, les Rutacées, les Sapindacées, les Sapotacées, auxquelles s'ajoutent les Myrsinacées sur alluvions et les Cunoniacées sur pentes. Les Rubiacées sont principalement représentées dans la flore du sous-bois tandis que les Sapotacées le sont dans la flore des strates arborescentes.

A l'échelon de la famille la différence principale entre les deux forêts réside dans l'importance des Myrtacées sur pentes : 10,36 °/₀ contre seulement 3,65 °/₀ sur alluvions.

Densité des tiges

Densité globale

La densité à l'hectare des tiges par classe de diamètres est donnée dans le tableau 6.

La forêt sur pentes se différencie de celle sur alluvions par un nombre élevé de tiges d'un diamètre inférieur à 30 cm et par des valeurs sensiblement égales ou inférieures pour les classes de diamètres supérieurs à 30 cm. Au-delà de 70 cm les différences ne sont plus très significatives en raison du nombre d'arbres trop peu élevé. Il convient aussi de souligner la concentration élevée et tout à fait inhabituelle de tiges d'espèces accumulatrices de nickel (Jaffré, 1981), dans la forêt sur alluvions (Tableau 7).

TABLEAU 4 : Importance des principales familles de la forêt sur alluvions.

FAMILLES	GENRES	ESPÈCES	%
Rubiacées	9	18	8,22
Apocynacées	9	13	5,94
Sapotacées	6	12	5,48
Araliacées	6	10	4,57
Sapindacées	3	10	4,57
Euphorbiacées	5	8	3,65
Myrsinacées	3	8	3,65
Myrtacées	4	8	3,65
Lauracées	2	7	3,20
Rutacées	6	7	3,20
Orchidacées	5	6	2,74
Palmiers	5	6	2,74
Cunoniacées	3	5	2,28
Ebénacées	1	5	2,28
Eléocarpacées	2	5	2,28
Flacourtiacées	4	5	2,28
Moracées	2	5	2,28
Pandanacées	2	5	2,28
Guttifères	2	4	1,83
Légumineuses	3	4	1,83
Cypéracées	3	3	1,37
Icacinacées	3	3	1,37
Loganiacées	2	3	1,37
Verbénacées	2	3	1,37
Wintéracées	1	3	1,37
42 familles restantes	49	53	24,20

Les densités observées en Nouvelle-Calédonie sont comparées dans le tableau 8 à celles citées par différents auteurs pour d'autres forêts denses humides de la zone intertropicale.

Pour les diamètres ≤ 30 cm les densités trouvées en Nouvelle-Calédonie sont d'une manière assez générale supérieures à celles observées ailleurs. Aussi, avec respectivement 1183 et 1533 tiges de plus de 10 cm de dbh à l'hectare, les deux forêts étudiées ici ont-elles une densité de tiges plus de deux fois supérieure à la moyenne pantropicale estimée à 522 par ROLLET (1983). Toutefois des valeurs supérieures à 1000 tiges de plus de 10 cm de diamètre à l'hectare sont également citées par PROCTOR et al. (1988) pour des forêts situées au-dessus de 600 m d'altitude, sur roches ultrabasiques au Sabah en Malaisie.

Les densités pour les diamètres ≥ 30, ≥ 40 et ≥ 50 cm ne s'écartent pas de manière significative des valeurs observées ailleurs. Par contre celles des tiges d'un diamètre ≥ 60 cm, respectivement de 15,7 et 7,5 pour les forêts sur alluvions et sur pentes, sont inférieures à la moyenne pantropicale estimée à 20,8 (ROLLET, 1983). En outre aucun arbre d'un diamètre ≥ 100 cm n'a été recensé alors que la moyenne pantropicale est estimée à 3 arbres à l'hectare par le même auteur.

TABLEAU 5 : Importance des principales familles de la forêt sur pentes.

FAMILLES	GENRES	ESPÈCES	%
Myrtacées	11	32	10,36
Rubiacées	11	25	8,09
Sapotacées	9	14	4,53
Apocynacées	9	14	4,53
Araliacées	7	14	4,53
Lauracées	3	14	4,53
Sapindacées	3	12	3,88
Rutacées	8	11	3,56
Cunoniacées	5	10	3,24
Euphorbiacées	5	10	3,24
Eléocarpacées	2	8	2,59
Flacourtiacées	4	7	2,27
Guttifères	3	7	2,27
Orchidacées	5	7	2,27
Pandanacées	2	6	1,94
Ebénacées	1	5	1,62
Myrsinacées	2	5	1,62
Palmiers	5	5	1,62
Podocarpacées	4	5	1,62
Pittosporacées	1	4	1,29
Protéacées	4	4	1,29
Annonacées	2	3	0,97
Cypéracées	3	3	0,97
Icacinacées	3	3	0,97
Légumineuses	2	3	0,97
Méliacées	1	3	0,97
Moracées	2	3	0,97
Oléacées	3	3	0,97
Sterculiacées	2	3	0,97
Verbénacées	2	3	0,97
Wintéracées	1	3	0,97
39 familles restantes	41	60	19,41

Ces résultats qui mettent l'accent sur le faible effectif des gros diamètres sont en accord avec les résultats de l'inventaire forestier de la Nouvelle-Calédonie (C.T.F.T., 1975) et en particulier avec ceux relatifs au bloc forestier des Dzumacs situé comme la forêt de la Rivière Bleue sur roches ultrabasiques dans le Sud de la Grande Terre.

Densité par taxon

Les densités des tiges rapportées à l'hectare sont données respectivement par famille et par espèce dans les tableaux 9, 10 et 11 pour la forêt sur alluvions et dans les tableaux 12, 13 et 14 pour la forêt sur pentes.

TABLEAU 6 : Densité, rapportée à l'ha, des tiges par classe de diamètres.

Classes de diamètres (cm)	* 2-5	** 5-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
Forêt sur alluvions	4345	2149	797	213	98,9	45,14	13,42	11,56	1,12	1,86	1,12
%	56,60	27,99	10,38	2,77	1,29	0,59	0,17	0,15	0,015	0,024	0,015
Forêt sur pentes	5846	2658	1134	242	92,5	40,9	16,1	4,66	2,15	0,36	0,36
%	58,24	26,48	11,30	2,41	0,92	0,41	0,16	0,046	0,021	0,004	0,004

Surface échantillon * 0,50 ha
** 1,25 ha
2,68 ha (forêt sur alluvions) diamètres ≥ 10 cm
2,79 ha (forêt sur pentes) diamètres ≥ 10 cm

TABLEAU 7 : Densité à l'ha des espèces accumulatrices de nickel.

	Forêt sur alluvions				Forêt sur pentes			
Classes de diamètres (cm)	≤ 2	2-10	10-30	≥30	≤ 2	2-10	10-30	≥30
Psychotria douarrei	très abondant	4	0	0	rare	0	0	0
Hybanthus austrocaledonicus	très abondant	827	34	0	absent	0	0	0
Homalium guillainii	abondant	161	35	8	peu abondant	66	13	0
Sebertia acuminata	peu abondant	34	19	11	peu abondant	9	3	0
Geissois sp.	peu abondant	7	16	1	peu abondant	11	7	0
Geissois hirsuta	abondant	28	34	21	rare	0	< 1	0
Agatea deplanchei	peu abondant	15	1	0	rare	2	0	0

TABLEAU 8 : Densité à l'ha des tiges de différentes forêts denses humides.

		Nombre de tiges rapporté à l'ha								
		dbh ≥ 10 cm	≥ 20	≥ 30	≥ 40	≥ 50	≥ 60	≥ 70	≥ 80	≥ 90
Nouvelle-Calédonie	**1a**	1183	387	173	74,2	29,0	15,7	4,10	3,0	1,1
Nouvelle-Calédonie	**1b**	1533	399	157	64,5	23,6	7,5	2,9	0,7	0,4
Nouvelle-Calédonie	**2a**				42,3	17,6	7,7	3,1	1,3	0,6
Nouvelle-Calédonie	**2b**				46,3	25,9	13,6	6,9	3,0	1,3
Nouvelle-Guinée	**3**	435-700	173-293							
Sarawak	**4**	615-778								
Sarawak	**5**	356-407					23-36		6,2	
Sabah	**6**	513-1596								
Sulawesi	**7**	408	237		44					
Kalimantan	**8**	399-541								
Sumatra	**8**	460								
Java	**9a**	521	270	154	95	62	38	24	14	7,7
Inde	**10**	333-795	197-280	82-182	36-124	14-64	10-34			
Guyane française	**11**		142-286							
Vénézuéla	**9b**	436	188	87	39	16	8	3,6	1,7	0,9
Vénézuéla	**12**	670-786	226-238		19-46					
Amazonie Brésilienne	**13a**	462	183	73	46	29	17	12	5,6	4
Nigeria	**14**	390-523	186-229		42-48					
Côte d'Ivoire	**15**	284-427			66-68					
Asie	**13b**	585					22,2			
Amérique	**13b**	499					17,4			
Afrique	**13b**	481					23,2			
Estimation pantropicale	**13b**	522					20,8			

1a Rivière Bleue, forêt sur alluvions (2,68 ha)
1b Rivière Bleue, forêt sur pentes (2,79 ha)
2a Dzumacs (15 ha), CTFT, 1975
2b Région Est et Centre (292 ha), CTFT, 1975
3 PAIJMANS, 1970 (0,8 ha)
4 PROCTOR et al., 1983 (1 ha)
5 CHIN & CHUA, 1984 (1 ha)
6 PROCTOR et al., 1988 (0,04 à 0,40 ha)
7 WHITMORE & SIDIYADA, 1986 (1 ha)
8 KARTAWINATA et al., 1981 (1,6 ha)
9a ROLLET, 1979 (8 ha)
9b ROLLET, 1979 (155,5 ha)
10 RAI & PROCTOR, 1986 (0,44 à 1 ha)
11 LESCURE & BOULET, 1985 (1 à 1,8 ha)
12 UHL & MURPHY, 1981 (*in* 7) (1 ha)
13a ROLLET, 1983 (5 ha)
13b ROLLET, 1983
14 RICHARD, 1939 (*in* 7) (1,49 ha)
15 HUTTEL, 1975 (5 ha)

1. *Forêt sur alluvions*

Dans les classes de diamètres de 2 à 10 cm, les familles les mieux représentées sont les Violacées et les Légumineuses en raison de l'abondance de 2 espèces du sous-bois *Hybanthus austrocaledonicus* (827 tiges/ha) et *Archidendropsis paivana* (792 tiges/ha) ; viennent ensuite les Rubiacées (465 tiges/ha) avec des espèces de petite taille, *Guettarda balansaeana* et *Gardenia conferta*, les Sapotacées (418 tiges/ha) et les Sapindacées (383 tiges/ha) représentées par des jeunes tiges d'espèces arborescentes (*Niemeyera balansae* et plusieurs espèces des genres *Ochrothallus* et *Sebertia acuminata* pour les Sapotacées, *Storthocalyx leioneurus* et plusieurs

espèces du genre *Cupaniopsis* pour les Sapindacées), puis les Araliacées (340 tiges/ha) avec une espèce secondaire de taille moyenne *Myodocarpus fraxinifolius*, une espèce du sous-bois *Botryomeryta lecardii* et des jeunes individus d'une espèce de grande taille : *Schefflera gabriellae*. Avec plus de 200 tiges/ha on trouve encore les Lauracées comptant plusieurs espèces du genre *Cryptocarya*, certaines pouvant atteindre de gros diamètres, les Balanopacées avec une seule espèce *Balanops vieillardii* dont le diamètre n'excède pas 30 cm et les Flacourtiacées représentées par des jeunes tiges d'*Homalium guillainii*. Parmi les familles comptant plus de 100 tiges/ha il convient de noter les Moracées avec plusieurs *Ficus* dont *Ficus webbiana*, espèce commune du sous-bois, les Palmiers et les Pandanacées avec plusieurs espèces de la strate dominée, les Apocynacées avec un arbre de petite taille *Pagiantha cerifera* et plusieurs lianes dont *Alyxia leucogyne*, les Linacées avec *Hugonia jenkinsii* espèce lianescente, les Myrtacées avec principalement des jeunes tiges d'espèces arborescentes et une espèce arbustive *Eugenia sp. 1* puis les Myrsinacées avec plusieurs espèces des genres *Tapeinosperma* et *Rapanea*.

Au nombre des espèces abondantes dans le sous-bois il faut ajouter celles dont la majorité des individus ont un diamètre ≤ 2 cm : *Wittsteinia balansae* (Alseuosmiacées), *Psychotria douarrei* (Rubiacées), *Cleidion vieillardii* (Euphorbiacées).

Les classes de diamètres entre 10 et 40 cm sont principalement représentées par des Sapindacées dont *Storthocalyx leioneurus* qui compte 63 tiges, des Araliacées avec *Myodocarpus fraxinifolius* et *Schefflera gabriellae*, tous deux représentés par plus de 40 individus, des Sapotacées avec 3 espèces : *Ochrothallus sp. 1, Niemeyera balansae* et *Sebertia acuminata*, comptant plus de 25 tiges/ha, des Légumineuses comprenant principalement *Archidendropsis granulosa* que l'on trouve dans toutes les classes de diamètres inférieurs à 70 cm. On notera également l'abondance des Lauracées avec 4 *Cryptocarya* et *Endiandra polyneura*, arbre de petite taille ne dépassant pas 40 cm de diamètre, des Cunoniacées et des Myrtacées avec principalement des jeunes individus d'espèces de grande taille.

Au-dessus de 40 cm de diamètre (Tableau 11), 14 familles sont encore représentées. On trouve par effectifs décroissants les Cunoniacées avec *Geissois hirsuta* et *Cunonia montana*, les Sapotacées avec 7 espèces dont *Sebertia acuminata* et *Bureavella wakere* qui totalisent respectivement 5 et 4 individus à l'ha, les Araliacées avec 11 *Schefflera gabriellae* à l'ha, les Myrtacées avec 4 espèces (2 *Caryophyllus*, 1 *Syzygium* et 1 *Piliocalyx*) totalisant 9 individus à l'ha, les Eléocarpacées avec 3 *Elaeocarpus* et *Sloanea koghiensis* atteignant 8 arbres à l'ha, les Guttifères, les Lauracées et les Flacourtiacées avec respectivement *Garcinia neglecta, Cryptocarya transversa* et *Homalium guillainii* comptant chacun 3 arbres à l'ha, les Sapindacées avec *Cupaniopsis azantha* et *Storthocalyx leioneurus* comptant chacun 1 pied à l'ha, puis, avec moins d'un individu à l'ha, *Hunga rhamnoides* (Chrysobalanacées), *Hibbertia lucens* (Dilléniacées) et *Apodytes clusiifolia* (Icacinacées).

2. *Forêt sur pentes*

Dans la classe de diamètres de 2 à 10 cm, 14 familles, contre 10 seulement dans la forêt sur alluvions, sont représentées par un effectif d'au moins 200 tiges/ha. La famille des Lauracées, avec plus de 800 tiges/ha appartenant à différentes espèces arborescentes des genres *Cryptocarya* et *Endiandra* et à une espèce arbustive (*Cryptocarya phyllostemon*), est la mieux représentée. Elle est suivie par les Araliacées (725 tiges/ha) comprenant principalement de petits arbres (*Myodocarpus fraxinifolius, Polyscias dioicus, Arthrophyllum angustatum, Botryomeryta*

TABLEAU 9 : Densité des tiges à l'ha par classe de diamètres et par famille dans la forêt sur alluvions.

FAMILLES	CLASSES DE DIAMÈTRES									
	2-5 *	5-10 **	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90
Alangiacées	2	4	<1							
Alseuosmiacées	60	7								
Anacardiacées	17	2	2	1	<1					
Annonacées	11	6	12	5	4					
Apocynacées	129	57	25	3	<3					
Aquifoliacées	3		<1							
Araliacées	194	146	65	19	17	9	1	<1		
Araucariacées			<1							
Balanopacées	192	62	25	3						
Casuarinacées					<1					
Chrysobalanacées	2	<1		<1	<1		<1	<1		
Cunoniacées	6	32	26	16	13	6	1	2	<1	<1
Cyathéacées		<1	2		<1			<1		
Dilléniacées		<1	1	<1	<1			<1		
Ebénacées	37	22	15	2	<1					
Eléocarpacées	20	15	15	7	4	5	<1	2		
Epacridacées			<1							
Euphorbiacées	75	4	<1	<1	<1					
Flacourtiacées	160	86	30	12	5	2	<1			
Goodéniacées	9	2								
Guttifères	34	18	16	14	4	2	<1	<1		
Hernandiacées		4	4	3	2	2	2	1	<1	
Hippocratéacées	38	32	6							
Icacinacées	17	7	12	5	1	<1				
Lauracées	206	67	41	18	9	3	<1			
Légumineuses	609	268	63	9	5	1	<1	<1		
Linacées	85	23	<1							
Loganiacées	14	2								
Méliacées	57	40	7	<1						
Ménispermacées	8	2								
Monimiacées	42	42	19	<1						
Moracées	183	16	19	5	2					
Myrsinacées	103	13	7	<1	<1					
Myrtacées	129	46	24	11	7	4	1	3		<1
Nyctaginacées	49	28	7	<1						
Oléacées	17	7	5	1	<1					
Palmiers	37	159	32							
Pandanacées	8	135	17	<1						
Phellinacées	68	10								
Pipéracées	71	14	<1							
Pittosporacées		2								
Podocarpacées				<1						
Protéacées	12	6	4							
Rhamnacées	3	6	19	5						
Rhizophoracées	29	25	20	4	<1					
Rubiacées	372	93	40	7						
Rutacées	43	30	13	<1						
Sapindacées	266	117	84	24	4	1	<1			
Sapotacées	305	113	66	27	16	7	4	2		<1
Simaroubacées	46	35	12							
Solanacées	2	<1								
Sterculiacées	18	10	5	3						
Symplocacées	3									
Verbénacées	14	4	<1							
Violacées	520	322	35							
Wintéracées	23	2								

Surface échantillon * 0,50 ha
** 1,25 ha
2,68 ha pour diamètre $\geq$ 10 cm

TABLEAU 10 : Densité des tiges à l'ha par classe de diamètres pour les principales espèces de la forêt sur alluvions.

GENRES/ESPÈCES (FAMILLES)	≥2	2-5	5-10	10-20	20-30	30-40	≥ 40
Hybanthus austrocaledonicus (Violacées)	861	507,7	320,0	33,6	0,0	0,0	0,0
Archidendropsis paivana (Légumineuses)	846	544,6	248,0	52,6	0,7	0,0	0,0
Myodocarpus fraxinifolius (Araliacées)	310	133,9	120,0	47,8	7,5	0,7	0,0
Balanops vieillardii (Balanopacées)	282	192,3	61,6	25,0	3,0	0,0	0,0
Guettarda balansaeana (Rubiacées)	281	166,1	76,0	32,8	6,0	0,0	0,0
Niemeyera balansae (Sapotacées)	271	183,1	60,0	21,3	6,7	0,4	0,0
Storthocalyx leioneurus (Sapindacées)	215	103,1	48,0	47,0	13,8	2,2	1,1
Homalium guillainii (Flacourtiacées)	204	104,6	56,0	23,5	11,9	5,2	2,6
Pandanus sp. 1, JMV 5910 (Pandanacées)	160	7,7	135,2	17,1	0,4	0,0	0,0
Gardenia conferta (Rubiacées)	154	150,8	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Cryptocarya sp. 4, JMV 6497 (Lauracées)	142	103,1	24,0	10,8	2,6	1,1	0,0
Ficus webbiana (Moracées)	141	140,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Pagiantha cerifera (Apocynacées)	139	80,0	40,0	18,3	0,7	0,0	0,0
Syzygium sp. 1, JMV 5996 (Myrtacées)	115	69,2	25,6	14,2	3,7	0,7	1,9
Cupaniopsis oedipoda (Sapindacées)	114	93,8	17,6	2,6	0,0	0,0	0,0
Ochrothallus sp. 1, McP 5780 (Sapotacées)	111	47,7	31,2	18,7	7,8	3,7	1,5
Hugonia jenkinsii (Linacées)	109	84,6	23,2	0,7	0,0	0,0	0,0
Dysoxylum roseum (Méliacées)	104	56,9	39,2	7,5	0,7	0,0	0,0
Hedycarya cupulata (Monimiacées)	103	41,5	42,4	18,7	0,4	0,0	0,0
Archidendropsis granulosa (Légumineuses)	101	56,9	19,2	10,4	8,2	4,5	2,2
Soulamea fraxinifolia (Simaroubacées)	93	46,2	35,2	11,6	0,0	0,0	0,0
Actinokentia divaricata (Palmiers)	86	15,4	69,6	1,1	0,0	0,0	0,0
Schefflera gabriellae (Araliacées)	86	15,4	16,8	15,3	11,6	16,0	10,8
Piper austrocaledonicum (Pipéracées)	86	70,8	14,4	0,7	0,0	0,0	0,0
Pisonia gigantocarpa (Nyctaginacées)	85	49,2	28,0	6,7	0,7	0,0	0,0
Cyphokentia macrostachya (Palmiers)	84	4,6	56,0	23,9	0,0	0,0	0,0
Geissois hirsuta (Cunoniacées)	82	3,1	24,0	20,1	14,2	12,7	8,2
Crossostylis grandiflora (Rhizophoracées)	79	29,2	24,8	20,1	4,1	0,4	0,0
Cryptocarya sp. 1, JMV 6494 (Lauracées)	78	47,7	17,6	10,4	1,9	0,4	0,0
Salacia sp. 1, JMV 6485 (Hippocratéacées)	76	38,5	32,0	5,6	0,0	0,0	0,0
Cryptocarya transversa (Lauracées)	76	27,7	10,4	14,9	12,7	6,7	3,4
Cupaniopsis azantha (Sapindacées)	72	32,3	17,6	14,9	4,5	1,5	1,1
Phelline comosa (Phellinacées)	71	64,6	6,4	0,0	0,0	0,0	0,0
Wittsteinia balansae (Alseuosmiacées)	67	60,0	7,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Sebertia acuminata (Sapotacées)	64	21,5	12,0	14,6	4,8	6,0	4,8
Eugenia sp. 1, JMV 3159 (Myrtacées)	63	52,3	11,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Cupaniopsis tramitis (Sapindacées)	59	21,5	22,4	11,6	3,7	0,0	0,0
Sparattosyce dioica (Moracées)	56	23,1	11,2	14,9	4,5	1,9	0,0
Cleidion vieillardii (Euphorbiacées)	55	53,9	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Xylosma vincentii (Flacourtiacées)	54	30,8	16,8	6,3	0,4	0,0	0,0
Rapanea asymetrica (Myrsinacées)	48	35,4	4,8	6,7	0,7	0,7	0,0
Zieridium pseudobtusifolium (Rutacées)	48	26,0	16,0	6,0	0,0	0,0	0,0
Basselinia pancheri (Palmiers)	46	15,4	25,6	4,8	0,0	0,0	0,0
Alyxia leucogyne (Apocynacées)	45	30,8	12,8	1,5	0,0	0,0	0,0
Diospyros austrocaledonica (Ebénacées)	42	23,1	11,2	7,1	1,1	0,0	0,0
Ochrothallus sarlinii (Sapotacées)	42	29,2	3,2	3,7	3,7	1,5	0,7
AUTRES ESPÈCES (120)	1168	609,2	249,6	171,6	70,5	32,5	35,1

TABLEAU 11 : Densité (D) et surface terrière (ST) rapportées à l'ha des différentes familles et espèces entrant dans la composition de la forêt sur alluvions pour dbh ≥ 40 cm.

FAMILLES/ESPÈCES	D/ha	STcm²/ha	% ST
Sapotacées	**13,41**	**28261**	17,82
Bureavella endlicheri	0,74	977	
Bureavella wakere	3,73	8509	
Ochrothallus sarlinii	0,37	1739	
Ochrothallus sp. 1, McP 5780	0,74	3885	
Pycnandra chartacea	1,49	2525	
Sebertia acuminata	1,49	10101	
Sp. 1, JMV 6536	4,85	525	
Myrtacées	**9,31**	**25816**	16,27
Caryophyllus sp. 2, JMV 6510	4,47	15476	
Caryophyllus undulatus	2,61	6824	
Piliocalyx laurifolius	0,37	504	
Syzygium sp. 1, JMV 5996	1,86	3012	
Cunoniacées	**10,06**	**22268**	14,04
Cunonia montana	1,86	6591	
Geissois hirsuta	8,20	15677	
Hernandiacées	**6,71**	**18701**	11,79
Hernandia cordigera	6,71	18701	
Araliacées	**10,82**	**17754**	11,19
Schefflera gabriellae	10,82	17754	
Eléocarpacées	**7,82**	**16428**	10,36
Elaeocarpus brachypodus	0,37	1399	
Elaeocarpus speciosus	1,11	2316	
Elaeocarpus yateensis	1,11	2546	
Sloanea koghiensis	5,22	10167	
Guttifères	**3,35**	**7075**	4,46
Garcinia neglecta	3,35	7075	
Lauracées	**3,35**	**5567**	3,51
Cryptocarya transversa	3,35	5567	
Flacourtiacées	**2,61**	**4555**	2,87
Homalium guillainii	2,61	4555	
Légumineuses	**2,23**	**4339**	2,74
Archidendropsis granulosa	2,23	4339	
Sapindacées	**2,22**	**3838**	2,42
Cupaniopsis azantha	1,11	1861	
Storthocalyx leioneurus	1,11	1977	
Chrysobalanacées	**0,74**	**2220**	1,40
Hunga rhamnoides	0,74	2220	
Dilléniacées	**0,37**	**1098**	0,69
Hibbertia lucens	0,37	1098	
Icacinacées	**0.37**	**714**	0,45
Apodytes clusiifolia	0,37	714	

TABLEAU 12 : Densité des tiges à l'ha par classe de diamètres et par famille dans la forêt sur pentes.

FAMILLES	CLASSES DE DIAMÈTRES										
	2-5 *	5-10 **	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
Alangiacées	130	65	9	<1							
Alseuosmiacées	22										
Anacardiacées	50	5	5	2	1	<1					
Annonacées	46	5	1	<1							
Apocynacées	412	146	43	9	1	2	<1				
Aquifoliacées	12	6	2	<1							
Araliacées	526	205	63	11	2	<1					
Araucariacées	44	10	9	4	4	3	2	1	<1		
Athérospermatacées	2	2	4	2	<1						<1
Balanopacées	12	<1	<1	3							
Bignoniacées	128	84	52	2							
Burséracées	16	4	2	1	<1	<1	<1	<1			
Célastracées	12										
Cunoniacées	154	97	70	21	6	5	2		<1		
Cyathéacées	16	45	8								
Dilléniacées	12	10	16	11	2	<1					
Ebénacées	236	85	59	13	1	<1					
Eléocarpacées	8	7	<1								
Epacridacées	4	2	4	<1							
Euphorbiacées	144	6	5	<1	<1	<1					
Flacourtiacées	238	37	11	2							
Flindersiacées	46	18	19	8	3	2					
Goodéniacées	2	10	3								
Guttifères	328	167	111	34	10	3	<1	1	<1		
Hippocratéacées	2	3	<1								
Icacinacées	114	23	10	8	8	4	3	1	1		
Lauracées	608	197	44	3	2						
Légumineuses	136	69	58	31	17	4	1	<1			
Linacées	26	9									
Loganiacées	14	4									
Méliacées	90	19	8	2	<1	1	<1				
Ménispermacées	2										
Monimiacées	22	3									
Moracées	110	66	37	4	<1						
Myrsinacées	62	10	2	<1							
Myrtacées	376	130	34	12	8	1	1			<1	
Oléacées	24	6	3		<1						
Oncothécacées	14	7	9	6	2	<1					
Palmiers	186	517	223								
Pandanacées	16	64	4								
Phellinacées	80	31	<1								
Pipéracées	8	3									
Pittosporacées	10	2									
Podocarpacées	4	8	3	<1							
Protéacées	26	14	8	3	2	<1					
Rhamnacées	28	30	28	5	<1	<1					
Rhizophoracées	2										
Rubiacées	460	195	70	4							
Rutacées	116	18	5								
Sapindacées	212	64	25	5	<1						
Sapotacées	364	100	51	33	18	10	3	<1		<1	
Saxifragacées	2	<1	<1								
Sphénostémonacées	6	<1									
Sterculiacées	26	15	13	2							
Symplocacées	18	27	4								
Thyméléacées	10	2	<1	<1							
Verbénacées	8	<1	<1								
Violacées	2										
Wintéracées	62	<1									

Surface échantillon * 0,50 ha
** 1,25 ha
2,79 ha pour diamètre ≥ 10 cm

TABLEAU 13 : Densité des tiges à l'ha par classe de diamètres pour les principales espèces de la forêt sur pentes.

GENRES/ESPÈCES (FAMILLES)	≥ 2	2-5	5-10	10-20	20-30	30-40	≥ 40
Cyphokentia macrostachya (Palmiers)	411	18,0	208.0	185,0	0,0	0,0	0,0
Guettarda eximia (Rubiacées)	375	194,0	118,0	59,0	4,3	0,0	0,0
Garcinia balansae (Guttifères)	359	186,0	103,0	61,0	6,8	1,4	0,4
Myodocarpus fraxinifolius (Araliacées)	354	186,0	124,0	40,0	3,6	0,4	0,0
Diospyros austrocaledonica (Ebénacées)	288	152,0	65,0	57,0	13,0	1,4	0,4
Basselinia pancheri (Palmiers)	283	110,0	161,0	12,0	0,0	0,0	0,0
Pagiantha cerifera (Apocynacées)	273	196,0	64,0	13,0	0,7	0,0	0,0
Archidendropsis granulosa (Légumineuses)	267	110,0	58,0	49,0	28,0	16,0	6,5
Deplanchea speciosa (Bignoniacées)	266	128,0	84,0	52,0	2,2	0,0	0,0
Alangium bussyanum (Alangiacées)	204	130,0	65,0	8,6	0,4	0,0	0,0
Pycnandra sp. 3, McK 42256 (Sapotacées)	194	112,0	21,0	14,0	20,0	16,0	11,0
Cryptocarya transversa (Lauracées)	193	122,0	61,0	10,0	0,4	0,0	0,0
Endiandra sp. 1, JMV 6500 (Lauracées)	188	132,0	38,0	14,0	1,8	1,8	0,0
Cryptocarya sp. 4, JMV 6497 (Lauracées)	187	152,0	27,0	7,5	0,4	0,0	0,0
Casearia sylvana (Flacourtiacées)	184	170,0	14,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Codia arborea (Cunoniacées)	178	90,0	32,0	28,0	15,0	5,7	7,2
Eugenia sp. 2, JMV 6512 (Myrtacées)	178	120,0	52,0	5,8	0,0	0,0	0,0
Cryptocarya phyllostemon (Lauracées)	166	124,0	42,0	0,7	0,0	0,0	0,0
Gardenia aubryi (Rubiacées)	152	76,0	68,0	7,5	0,0	0,0	0,0
Calophyllum caledonicum (Guttifères)	146	46,0	34,0	37,0	21,0	5,4	2,5
Sparattosyce dioica (Moracées)	137	52,0	46,0	35,5	3,6	0,7	0,0
Polyscias dioicus (Araliacées)	134	80,0	38,0	12,0	3,6	0,7	0,0
Alstonia saligna (Apocynacées)	119	96,0	22,0	0,7	0,0	0,0	0,0
Cunonia balansae (Cunoniacées)	116	54,0	35,0	24,0	2,9	0,0	0,0
Dysoxylum roseum (Méliacées)	110	82,0	18,0	5,7	2,1	0,7	1,8
Cleidion vieillardii (Euphorbiacées)	102	100,0	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Planchonella kuebiniensis (Sapotacées)	100	74,0	19,0	5,4	1,4	0,0	0,0
Cupaniopsis sp. 3, McK 34849 (Sapindacées)	99	70,0	26,0	2,9	0,4	0,0	0,0
Flindersia fournieri (Flindersiacées)	97	46,0	18,0	19,0	8,0	3,0	3,0
Alphitonia neocaledonica (Rhamnacées)	88	24,0	30,0	28,0	5,0	0,4	0,4
Cupaniopsis trigonocarpa (Sapindacées)	88	64,0	22,0	2,2	0,0	0,0	0,0
Arthrophyllum angustatum (Araliacées)	87	84,0	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Botryomeryta lecardii (Araliacées)	84	74,0	9,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Endiandra sp. 2, JMV 6502 (Lauracées)	84	62,0	19,0	3,2	0,0	0,0	0,0
Brongniartikentia vaginata (Palmiers)	84	50,0	34,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Homalium guillainii (Flacourtiacées)	80	44,0	22,0	11,0	1,8	0,0	0,0
Meryta coriacea (Araliacées)	79	70,0	8,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Actinokentia divaricata (Palmiers)	78	8,0	70,0	0,4	0,0	0,0	0,0
Neisosperma miana (Apocynacées)	74	30,0	19,0	19,0	5,0	0,4	0,4
Agathis lanceolata (Araucariacées)	72	44,0	10,0	7,0	3,2	2,9	4,7
Phelline billardieri (Phellinacées)	72	46,0	26,0	0,7	0,0	0,0	0,0
Garcinia neglecta (Guttifères)	71	44,0	14,0	9,0	3,2	0,7	0,4
Campecarpus fulcitus (Palmiers)	68	0,0	43,0	25,0	0,0	0,0	0,0
Gastrolepis austrocaledonica (Icacinacées)	67	18,0	16,0	7,9	7,5	7,9	9,7
Garcinia amplexicaulis (Guttifères)	60	46,0	13,0	1,4	0,0	0,0	0,0
Ochrosia balansae (Apocynacées)	59	38,0	20,0	1,1	0,0	0,0	0,0
Pandanus sp. 1, JMV 5910 (Pandanacées)	58	2,0	52,0	3,6	0,0	0,0	0,0
Ficus austrocaledonica (Moracées)	56	50,0	5,6	0,4	0,0	0,0	0,0
Zygogynum pancheri (Wintéracées)	53	52,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Ochrothallus sp. 1, McP 5780 (Sapotacées)	52	38,0	9,6	3,2	0,4	0,4	0,4
Diospyros yahouensis (Ebénacées)	51	34,0	15,0	1,4	0,4	0,0	0,0
Ochrothallus sessilifolius (Sapotacées)	51	34,0	9,6	6,1	1,4	0,0	0,0
AUTRES ESPÈCES (199)	2557	1682,0	520,8	236,9	74,2	26,9	16,5

TABLEAU 14 : Densité (D) et surface terrière (ST) rapportées à l'ha des différentes familles et espèces entrant dans la composition de la forêt sur pentes pour dbh ≥ 40 cm.

FAMILLES/ESPÈCES	D/ha	STcm²/ha	% ST
Sapotacées	**13,60**	**24328**	18,59
Bureavella endlicheri	0,35	668	
Bureavella wakere	1,79	3629	
Ochrothallus sp. 1, McP 5780	0,35	543	
Pycnandra sp. 3, McK 42256	11,11	19488	
Icacinacées	**9,67**	**22550**	17,23
Gastrolepis austrocaledonica	9,67	22550	
Araucariacées	**6,44**	**16126**	12,32
Agathis lanceolata	4,65	12515	
Araucaria bernieri	1,79	3611	
Cunoniacées	**7,51**	**14160**	10,82
Codia arborea	7,16	13678	
Pancheria sp. 1, McK 38891	0,35	482	
Légumineuses	**6,45**	**11934**	9,12
Archidendropsis granulosa	6,45	11934	
Guttifères	**4,99**	**10794**	8,25
Calophyllum caledonicum	2,50	4347	
Garcinia balansae	0,35	683	
Garcinia neglecta	0,35	527	
Montrouziera gabriellae	1,79	5237	
Myrtacées	**3,17**	**7482**	5,72
Caryophyllus sp. 2, JMV 6510	0,35	579	
Caryophyllus undulatus	0,71	1330	
Caryophyllus xanthostemifolius	0,35	819	
Metrosideros nitida	0,35	2156	
Pleurocalyptus pancheri	0,71	1117	
Syzygium macranthum	0,35	776	
Syzygium sp. 4, M.S. 2746	0,35	705	
Burséracées	**1,79**	**5219**	3,99
Canarium oleiferum	1,79	5219	
Flindersiacées	**2,50**	**4524**	3,46
Flindersia fournieri	2,50	4524	
Apocynacées	**2,14**	**3493**	2,67
Cerberiopsis candelabra	1,79	3006	
Neisosperma miana	0,35	487	
Méliacées	**1,79**	**3394**	2,59
Dysoxylum roseum	1,79	3394	
Anacardiacées	**0,71**	**1170**	0,89
Semecarpus neocaledonica	0,71	1170	
Dilléniacées	**0,71**	**1147**	0,88
Hibbertia lucens	0,71	1147	
Euphorbiacées	**0,71**	**1086**	0,83
Austrobuxus pauciflorus	0,71	1086	
Protéacées	**0,71**	**1068**	0,82
Stenocarpus trinervis	0,71	1068	
Ebénacées	**0,35**	**694**	0,53
Diospyros austrocaledonica	0,35	694	
Araliacées	**0,35**	**664**	0,51
Schefflera gabriellae	0,35	664	
Rhamnacées	**0,35**	**564**	0,43
Alphitonia neocaledonica	0,35	564	
Oncothécacées	**0,35**	**473**	0,36
Oncotheca humboldtiana	0,35	473	

TABLEAU 15 : Surface terrière (m²/ha) par classe de diamètres.

Classes de diamètres (cm)	* 2-5	** 5-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
Forêt sur alluvions	3,43	8,64	11,94	10,00	9,21	7,03	3,12	3,86	0,47	0,60	0,78
%	5,80	14,62	20,21	16,93	15,59	11,90	5,28	6,53	0,80	1,01	1,32
Forêt sur pentes	4,74	10,48	16,67	11,11	8,67	6,38	3,81	1,49	0,95	0,22	0,24
%	7,32	16,18	25,74	17,16	13,39	9,85	5,88	2,30	1,47	0,34	0,37

Surface échantillon * 0,50 ha
** 1,25 ha
1,68 ha (forêt sur alluvions) pour diamètres ≥ 10 cm
2,79 ha (forêt sur pentes) pour diamètres ≥ 10 cm

TABLEAU 16 : Surface terrière (m²/ha) pour différentes forêts denses humides.

		Surface terrière en m²/ha								
		dbh ≥ 10 cm	≥ 20	≥ 30	≥ 40	≥ 50	≥ 60	≥ 70	≥ 80	≥ 90
Nouvelle-Calédonie	**1a**	47,01	35,07	25,07	15,86	8,83	5,71	1,85	1,38	0,78
Nouvelle-Calédonie	**1b**	49,54	32,87	21,76	13,09	6,71	2,90	1,41	0,46	0,24
Nouvelle-Guinée	**2**	29,2-56,7								
Sarawak	**3**	28-57								
Sarawak	**4**	32,1-36,0								
Sabah	**5**	32,9-46,2								
Malaisie	**6**			24,2						
Malaisie	**7**	33,41								
Java	**8**	50,1								
Inde	**9**	31,1-47,3	21,1-44,1	13,9-39,3	9,3-33,7	5,7-24,2	4,6-17,0			
Guyane française	**10**		17,6-32,8							
Vénézuéla	**11**	23,1	18,7		6,9		3,7			
Nigeria	**11**		11,6-24,1				4,4-12,8			
Côte d'Ivoire	**12**	30-34								
Estimation pantropicale	**11**		21				7			
Estimation pantropicale	**13**		28,7				13,9			

1a Rivière Bleue, forêt sur alluvions (2,68 ha)
1b Rivière Bleue, forêt sur pentes (2,79 ha)
2 PAIJMANS, 1970 (0,8 ha)
3 PROCTOR et al., 1983 (1 ha)
4 CHIN & CHUA, 1984 (1 ha)
5 PROCTOR et al., 1988 (0,04 à 0,40 ha)
6 POORE, 1968 (23 ha)
7 BARNARD, 1954 *in* ORSTOM-UNESCO, 1983
8 ROLLET, 1979
9 RAI & PROCTOR, 1986 (0,44 à 1 ha)
10 LESCURE & BOULET, 1985 (1 à 1,8 ha)
11 ROLLET, 1974 *in* ORSTOM-UNESCO, 1983
12 HUTTEL, 1975 (5 ha) pour dbh = 13 cm
13 DAWKINS, 1958 *in* ORSTOM-UNESCO, 1983

TABLEAU 17 : Surface terrière (ST) et dominance relative (% de la ST dans la classe de diamètre considérée) des 25 familles les plus importantes dans la forêt sur alluvions.

FAMILLES	ST m²/ha	Dominance relative (%) dans la classe de diamètre considérée					
	dbh ≥ 2 cm	≥ 2	2-10	10-20	20-30	30-40	≥ 40
Sapotacées	7,30	12,5	5,76	8,60	12,48	16,28	17,82
Araliacées	6,04	10,22	6,15	8,60	8.81	17,47	11,19
Cunoniacées	4,84	8,19	1,29	3,74	7,62	15,53	14,04
Myrtacées	4,40	7,44	2,26	3,40	5,57	6,27	16,27
Sapindacées	3,79	6,42	5,67	11,23	10,59	3,49	2,42
Légumineuses	3,66	6,19	12,65	6,70	4,48	4,83	2,74
Lauracées	3,39	5,73	3,82	5,70	9,00	8,57	3,51
Eléocarpacées	2,82	4,78	0,72	2,32	3,61	4,96	10,36
Flacourtiacées	2,40	4,06	3,90	3,63	5,58	5,22	2,87
Hernandiacées	2,30	3,89	0,20	0,74	1,26	2,04	11,79
Guttifères	2,12	3,59	0,83	2,32	6,23	4,49	4,46
Violacées	2,06	3,48	14,07	3,01	0	0	0
Rubiacées	1,49	2,52	4,72	5,01	3,18	0	0
Palmiers	1,05	1,77	5,27	3,44	0	0	0
Pandanacées	0,96	1,68	6,48	1,30	0,23	0	0
Moracées	0,94	1,60	1,52	2,62	2,52	2,12	0
Balanopacées	0,89	1,50	3,32	3,11	1,16	0	0
Apocynacées	0,88	1,49	2,84	2,81	1,31	0,79	0
Annonacées	0,81	1,37	0,33	1,76	2,12	3,77	0
Icacinacées	0,67	1,13	0,34	1,60	2,25	1,51	0,45
Rhizophoracées	0,65	1,11	0,91	2,75	1,87	0,32	0
Rhamnacées	0,59	1,00	0,24	3,02	2,00	0	0
Rutacées	0,58	0,98	1,21	1,56	2,00	0,49	0
Ebénacées	0,48	0,80	0,89	1,89	1,07	0,39	0
Monimiacées	0,47	0,80	1,66	2,16	0,14	0	0
Autres familles	3,50	5,92	12,95	6,98	4,92	1,46	2,08

lecardii), puis par les Palmiers (703 tiges/ha) avec 5 espèces dont *Basselina pancheri* et *Cyphokentia macrostachya* comptant respectivement 271 et 226 tiges/ha. On trouve ensuite les Rubiacées (655 tiges/ha) comprenant uniquement des espèces du sous-bois, *Guettarda eximia* (300 tiges/ha), *Gardenia aubryi* et plusieurs espèces du genre *Psychotria* puis les Apocynacées (588 tiges/ha) avec principalement des arbres de taille moyenne, *Neisosperma miana* et une liane *Alyxia leucogyne*. Viennent ensuite les Myrtacées (506 tiges/ha) qui comprennent à la fois des espèces du sous-bois dont *Eugenia sp. 2*, seule Myrtacée à posséder plus de 100 tiges/ha et plusieurs espèces arborescentes. Avec moins de 500 tiges/ha figurent dans l'ordre : les Guttifères (495 individus à l'ha dont 289 pour le seul *Garcinia balansae*), les Sapotacées (464 tiges à l'ha) dont seul *Pycnandra sp. 3* a un effectif dépassant la centaine, puis les Ebénacées (321 tiges/ha) avec 5 espèces de *Diospyros*, les Flacourtiacées (275 tiges/ha) avec principalement *Casearia silvana* comme espèce du sous-bois et *Homalium guillainii* comme grand arbre, les Sapindacées (276 tiges/ha) avec les genres *Cupaniopsis, Guioa* et *Storthocalyx*, les Cunoniacées

TABLEAU 18 : Surface terrière (ST) et dominance relative (% de la ST dans la classe de diamètre considérée) des 25 familles les plus importantes dans la forêt sur pentes.

FAMILLES	ST m²/ha	Dominance relative (%) dans la classe de diamètre considérée					
	dbh ≥ 2 cm	≥ 2	2-10	10-20	20-30	30-40	≥ 40
Sapotacées	7,36	11,37	4,19	5,27	14,81	20,38	18,59
Guttifères	6,21	9,59	6,20	10,56	13,69	10,45	8,25
Légumineuses	5,63	8,69	2,67	6,10	12,98	18,11	9,12
Palmiers	5,08	7,85	15,13	16,68	0	0	0
Cunoniacées	4,54	7,01	3,37	6,63	8,15	6,88	10,82
Icacinacées	3,79	5,86	1,15	1,14	3,49	9,08	17,23
Myrtacées	3,31	5,11	5,25	2,98	4,97	8,20	5,72
Araliacées	2,81	4,33	7,96	5,53	4,30	1,50	0,51
Araucariacées	2,46	3,80	0,49	0,89	1,82	4,90	12,32
Apocynacées	2,35	3,63	5,91	3,51	3,86	1,03	2,67
Rubiacées	2,26	3,49	7,56	5,76	1,33	0	0
Ebénacées	2,24	3,46	3,58	5,64	5,17	1,30	0,53
Lauracées	2,09	3,22	8,11	3,33	0,98	2,17	0
Flindersiacées	1,62	2,50	0,89	1,94	3,51	3,65	3,46
Bignoniacées	1,33	2,05	3,29	4,46	0,75	0	0
Dilléniacées	1,18	1,82	0,39	1,57	4,72	2,51	0,88
Moracées	1,15	1,78	2,30	3,52	1,46	0,63	0
Sapindacées	0,97	1,50	2,59	2,19	1,88	0	0
Rhamnacées	0,93	1,43	1,14	2,75	1,85	0,37	0,43
Burséracées	0,74	1,14	0,19	0,21	0,65	0,94	3,99
Méliacées	0,73	1,13	0,87	0,59	0,92	0,66	2,59
Oncothécacées	0,72	1,12	0,31	0,91	2,49	2,31	0,36
Protéacées	0,61	0,94	0,50	0,72	1,12	2,11	0,82
Flacourtiacées	0,57	0,88	2,11	0,99	0,74	0	0
Anacardiacées	0,48	0,75	0,38	0,49	0,96	1,28	0,89
Autres familles	3,60	5,55	13,47	5,64	3,4	1,54	0,83

(251 tiges/ha) principalement représentées par 2 espèces arborescentes *Codia arborea* et *Cunonia balansae* ; les Bignoniacées avec une seule espèce *Deplanchea speciosa* totalisant 212 individus tous d'un dbh < 20 cm, enfin les Légumineuses (205 tiges/ha) avec 168 tiges pour l'espèce arborescente *Archidendropsis granulosa*. Six autres familles (Alangiacées, Euphorbiacées, Moracées, Rutacées, Phellinacées, Méliacées) totalisent entre 200 et 100 tiges à l'hectare.

Le nombre des espèces représentées par des individus d'un diamètre compris entre 2 et 10 cm est donc beaucoup plus important en forêt sur pentes qu'en forêt sur alluvions, mais on ne note pas comme dans le cas précédent la dominance d'un petit nombre d'espèces.

Dans la classe de 10 à 40 cm de diamètre les Palmiers prédominent avec 223 tiges, toutes de moins de 20 cm de diamètre, appartenant à 4 espèces. Ils sont suivis des Guttifères représentées par *Garcinia balansae, Calophyllum caledonicum* et *Garcinia neglecta*, des Légumineuses avec *Archidendropsis granulosa*, des Sapotacées avec plusieurs espèces, *Pycnan-*

dra sp. 3 étant la plus abondante, des Cunoniacées avec principalement *Codia arborea*. Avec encore plus de 50 tiges/ha viennent les Araliacées représentées par *Myodocarpus fraxinifolius* abondant dans la classe de diamètre de 10 à 20 cm et *Schefflera gabriellae* pour les diamètres plus grands, les Ebénacées, les Myrtacées, les Apocynacées et enfin les Bignoniacées comptant 52 tiges de *Deplanchea speciosa* d'un dbh compris entre 10 et 20 cm.

Au-dessus de 40 cm de diamètre (Tableau 14), 19 familles totalisent 63 individus répartis en 34 espèces. Ce sont par ordre d'importance : les Sapotacées avec *Pycnandra sp. 3, Bureavella wakere, Bureavella endichleri* et *Ochrothallus sp. 1*, les Icacinacées avec *Gastrolepis austrocaledonica*, les Cunoniacées avec *Codia arborea*, les Légumineuses avec *Archidendropsis granulosa*, les Araucariacées avec *Agathis lanceolata* et *Araucaria bernieri*, les Guttifères avec *Calophyllum caledonicum, Garcinia neglecta, Garcinia balansae* et *Montrouziera gabriellae*, les Myrtacées comptant 5 espèces, les Flindersiacées avec *Flindersia fournieri* et les Apocynacées avec *Cerberiopsis candelabra*. Les 10 familles restantes sont représentées par moins de 2 individus à l'hectare.

Surface terrière

La surface terrière ou aire basale d'une population ligneuse est définie comme la somme des surfaces de chaque tronc mesuré à 1,30 m de hauteur ou au-dessus des contreforts lorsque les arbres en sont pourvus. Les valeurs obtenues ici concernent les individus d'un dbh ≥ 2 cm.

Surface terrière globale

Les surfaces exprimées en m²/ha par classe de diamètres sont données dans le tableau 15.

Plus de 90 °/₀ de la surface terrière des forêts étudiées est constituée de tiges d'un diamètre compris entre 5 et 70 cm.

Les tiges d'un diamètre compris entre 10 et 40 cm rentrent dans la constitution de la surface terrière totale respectivement pour 52,73 °/₀ et 56,29 °/₀ dans la forêt sur alluvions et dans la forêt sur pentes. Ces valeurs témoignent de l'importance des arbres de petits et moyens diamètres dans l'occupation de l'espace des forêts étudiées.

La classe de diamètres de 10 à 20 cm constitue à elle seule 20,21 °/₀ de la surface terrière de la forêt sur alluvions et 25,74 °/₀ de la surface terrière de la forêt de pente.

Les tiges de 2 à 5 cm de diamètre ne constituent malgré leur effectif élevé qu'un faible pourcentage (5,80 °/₀ sur alluvions, 7,32 °/₀ sur pentes) de la surface terrière totale.

Le tableau 16 regroupe pour différentes limites inférieures de diamètres, les valeurs des surfaces terrières des forêts de la Rivière Bleue et celles données par différents auteurs pour plusieurs forêts de la zone intertropicale.

Il apparaît qu'à partir de la limite ≥ 20 cm de diamètre les surfaces terrières sur alluvions demeurent supérieures à celles correspondantes enregistrées sur pentes. L'inverse s'observe pour les diamètres ≥ 10 cm. Ceci est également le cas pour les surfaces terrières ne figurant pas sur le tableau, calculées à partir des limites ≥ de 5 et ≥ de 2 cm qui s'établissent respectivement à 59,08 m²/ha et 55,65 m²/ha pour la forêt sur alluvions et à 60,02 et 64,76 m²/ha pour la forêt sur pentes.

Les valeurs des surfaces terrières pour les tiges d'un diamètre ≥ 10 cm et ≥ 20 cm des forêts étudiées en Nouvelle-Calédonie apparaissent relativement élevées. Elles sont du même ordre de grandeur que les valeurs les plus fortes signalées en Nouvelle-Guinée (Paijmans, 1970),

à Sarawak (Proctor et al., 1983), au Sabah sur roches ultrabasiques (Proctor et al., 1988), à Java (Rollet, 1979) et sont supérieures aux valeurs données pour l'Amérique tropicale et l'Afrique de l'Ouest ainsi qu'aux valeurs moyennes estimées pour la forêt dense humide (Rollet, 1974 ; Dawkins, 1958). Par contre les surfaces terrières calculées pour les diamètres ≥ 60 cm sont inférieures aux valeurs données par ces deux derniers auteurs.

Surfaces terrières par taxon

Les surfaces terrières par famille pour l'ensemble des tiges d'un diamètre ≥ 2 cm ainsi que les valeurs de la dominance relative par famille et par classe de diamètre sont données dans les tableaux 17 et 18 respectivement pour les forêts sur alluvions et sur pentes.

1. *Forêt sur alluvions*

Pour les tiges d'un diamètre ≥ 2 cm (Tableau 17), 6 familles (Sapotacées, Araliacées, Cunoniacées, Myrtacées, Sapindacées et Légumineuses) totalisent plus de 50 °/₀ de la surface terrière totale et 80 °/₀ de celle-ci sont atteints par l'addition de 8 familles (Lauracées, Eléocarpacées, Flacourtiacées, Hernandiacées, Guttifères, Violacées, Rubiacées, Palmiers).

La somme des surfaces terrières des 25 familles les plus importantes, sur les 56 représentées par des tiges de plus de 2 cm de dbh, atteint 55,58 m^2/ha soit 94,08 °/₀ de la surface terrière totale.

Entre 2 et 10 cm de dbh on note une forte dominance relative des Violacées et des Légumineuses en raison de l'abondance d'*Hybanthus autrocaledonicus* et d'*Archidendropis paivana*. On trouve ensuite avec plus de 5 °/₀ d'abondance relative les Pandanacées avec le genre *Pandanus* qui se cantonne au sous-bois, puis 3 familles (Araliacées, Sapotacées, Sapindacées) également bien représentées dans les classes de diamètre supérieures, enfin les Palmiers comptant plusieurs espèces dont les diamètres ne dépassent pas 20 cm.

Dans les classes de diamètres de 10 à 20 cm, de 20 à 30 cm et de 30 à 40 cm, on note une dominance relative élevée de familles également bien représentées par des diamètres ≥ 40 cm. Ainsi des valeurs de dominance relative supérieure à 10 °/₀ sont atteintes par les Sapindacées dans la classe de 10 à 20 cm, par les Sapotacées et les Sapindacées dans la classe de 20 à 30 cm, par les Araliacées, les Sapotacées et les Cunoniacées dans la classe de 30 à 40 cm.

La dominance relative décroît de façon plus ou moins continue des plus petits aux plus gros diamètres chez les Légumineuses, les Palmiers, les Pandanacées, les Balanopacées, les Apocynacées et les Rubiacées, familles surtout représentées par des espèces du sous-bois. Elle croît chez les Sapotacées, les Araliacées, les Cunoniacées, les Myrtacées, les Eléocarpacées et les Hernandiacées, familles largement représentées par de gros arbres.

L'observation des surfaces terrières des familles et des espèces représentées par des arbres de diamètres ≥ 40 cm (Tableau 11) montre que 6 familles, avec par ordre d'importance, les Sapotacées, les Myrtacées, les Cunoniacées, les Hernandiacées, les Araliacées et les Eléocarpacées, constituent 81,47 °/₀ de la surface terrière totale.

Les surfaces terrières les plus élevées, ≥ 1 m^2/ha, s'observent par ordre décroissant chez *Hernandia cordigera* (Hernandiacées), *Schefflera gabriellae* (Araliacées), *Geissois hirsuta* (Cunoniacées), *Caryophyllus sp. 2* (Myrtacées), *Sloanea koghiensis* (Eléocarpacées), *Sebertia acuminata* (Sapotacées).

2. *Forêt sur pentes*

Pour les tiges d'un diamètre ≥ 2 cm (Tableau 18), 6 familles (Sapotacées, Guttifères, Légumineuses, Palmiers, Cunoniacées, Icacinacées) totalisent plus de 50 % de la surface terrière totale. Pour atteindre plus de 80 % de celle-ci il faut ajouter les surfaces terrières de 9 autres familles (Myrtacées, Araliacées, Araucariacées, Apocynacées, Rubiacées, Ebénacées, Lauracées, Flindersiacées, Bignoniacées). Sur les 59 familles représentées par des tiges de plus de 2 cm de diamètre, les 25 familles les plus importantes totalisent 61,16 m^2/ha soit 94,4 °/₀ de la surface terrière totale.

Dans les classes de diamètres de 2 à 10 cm et de 10 à 20 cm les Palmiers avec respectivement 15,13 °/₀ et 16,68 % de dominance relative devancent largement les autres familles. Ils sont suivis dans la classe de 2 à 10 cm par les Lauracées (8,11 °/₀) qui atteignent ici leur dominance relative maximale et dans la classe de 10 à 20 cm par les Guttifères, seule autre famille dépassant 10 °/₀ de dominance relative.

Dans les classes de 20 à 30 cm et de 30 à 40 cm de diamètres les valeurs les plus élevées (≥ 10 °/₀) sont observées chez les Sapotacées, les Guttifères et les Légumineuses. Les Palmiers sont totalement absents de ces classes de diamètres.

La dominance relative décroît avec l'augmentation de diamètre pour les Araliacées, les Sapindacées et les Rubiacées, autant de familles surtout bien représentées dans la strate dominée. A l'inverse elle croît assez régulièrement de la classe de 2 à 10 cm à celle de 30 à 40 cm pour les Sapotacées, les Légumineuses, les Cunoniacées, les Araucariacées, les Burséracées, les Oncothécacées et les Flindersiacées qui comptent principalement des espèces arborescentes.

Les Myrtacées représentées à la fois par des espèces du sous-bois et des espèces de la voûte, ont leurs taux de dominance relative les plus élevés dans les classes de diamètre de 2 à 10 cm et de 30 à 40 cm.

34 espèces appartenant à 19 familles (Tableau 14) possèdent des arbres d'un diamètre ⩾ 40 cm. 4 familles (Sapotacées, Icacinacées, Araucariacées et Cunoniacées) totalisent près de 59 °/₀ de la surface terrière totale. Ce pourcentage est porté à plus de 82 °/₀ lorsqu'on ajoute les Légumineuses, les Guttifères et les Myrtacées.

Gastrolepis austrocaledonica (Icacinacées) avec une surface terrière de 2,25 m^2/ha est l'espèce dominante ; elle est suivie avec plus de 1 m^2/ha par *Pycnandra sp. 3* (Sapotacées), *Codia arborea* (Cunoniacées), *Agathis lanceolata* (Araucariacées), *Archidendropsis granulosa* (Légumineuses).

CONCLUSIONS

En dépit des conditions édaphiques très particulières liées à la nature ultrabasique du substrat géologique, les deux forêts étudiées présentent les grands traits des forêts denses humides sempervirentes. La forte densité des tiges de faible diamètre qui se traduit par un sous-bois relativement dense peut être mise en relation avec la hauteur modeste (20 à 25 m) des arbres des forêts néocalédoniennes. A l'image de la flore totale de la Nouvelle-Calédonie, la flore des forêts du Parc Provincial de la Rivière Bleue est relativement riche. En outre plus de 95 °/₀ des espèces sont endémiques au Territoire et plus de 50 % sont strictement inféodées aux massifs de roches ultrabasiques.

Les différences les plus significatives enregistrées entre la forêt sur pentes et celle sur alluvions, résident dans leur composition floristique et dans l'importance de certains taxons en

nombre d'individus et en surface terrière. Si les Sapotacées ont un rôle prépondérant dans les deux catégories de forêts, les Myrtacées et les Palmiers ont une plus grande importance dans la forêt sur pentes alors que cette prédominance revient aux Araliacées et aux Sapindacées dans la forêt sur alluvions.

Les conditions très sévères réalisées sur alluvions entraînent une sélection des espèces les mieux adaptées et une réduction de la compétition interspécifique. Ainsi s'explique, que contrairement à la forêt sur pentes dont le sous-bois est très diversifié, la forêt sur alluvions a un sous-bois dominé par un nombre réduit d'espèces ; les mieux représentées étant : *Hybanthus austrocaledonicus* et *Archidendropsis paivana.* Les caractéristiques chimiques du sol sur alluvions peuvent également justifier la présence d'une flore plus spécialisée comptant de très nombreuses tiges d'espèces accumulatrices de nickel.

Bien que les deux forêts étudiées soient peu anthropisées, il n'est pas impossible que l'abondance des Palmiers sur pentes et des Araliacées (principalement *Myodocarpus fraxinifolius* sur alluvions) soit liée aux exploitations forestières anciennes. Ceci constitue un point que des études ultérieures devront préciser. Il sera également intéressant de comparer les résultats de cette étude à ceux concernant une forêt sur substrat acide pour mieux cerner le rôle du substrat géologique sur la composition et la structure des milieux forestiers.

REMERCIEMENTS : M. BOULET et Th. AZAÏS, responsables du Service des Eaux et Forêts nous ont accordé toutes facilités pour réaliser ce travail dans le Parc Provincial de la Rivière Bleue et les agents forestiers Ph. BOURGINE, Y. LETOCART, B. et G. AGOURÉRÉ et B. VAKOUMÉ nous ont apporté une aide précieuse pour délimiter les parcelles sur le terrain. J. FAVIER nous a apporté une aide technique et a participé à l'identification des arbres. Le traitement informatique des données a été réalisé par B. CERNEAUX.

BIBLIOGRAPHIE

BLACK, G. A., DOBZHANSKY, T. & PAVAN, C., 1950. — Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests. *Botanical Gazette* 3 : 413-425.

CHIN, S. C. & CHUA, T. H., 1984. — The impact of man on a southeast Asian tropical forest. *Malay. Nat. J.* 36 : 253-269.

C.T.F.T., 1975. — *Inventaire des ressources forestières de la Nouvelle-Calédonie*. Nouméa. Fasc. 2, 227 p.

GENTRY, A. H., 1982. — Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15 : 1-84.

HUTTEL, Ch., 1975. — Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de Basse Côte d'Ivoire. III. Inventaire et structure de la végétation ligneuse. *La Terre et la vie* 29 : 178-191.

JAFFRÉ, T., 1980. — Etude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Trav. Doc. ORSTOM*, n° 124, 274 p.

KARTAWINATA, K., ABDULHADI, R. & PARTOMIHARJO, T., 1981. — Composition and structure of a lowland Dipterocarp forest at Wanariset East Kalimantan. *Malay. Forester* 44 : 297-406.

LESCURE, J.-P. & BOULET, R., 1985. — Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17 (2) : 155-164.

MAAS, P. J. M., 1971. — Floristic observations on forest types in Western Surinam. *Verh. K. Ned. Akad. Wet.* 74 : 269-302.

MORAT, Ph., JAFFRÉ, T., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S., 1981. — Les formations végétales, Pl. 15. *Atlas de la Nouvelle-Calédonie, ORSTOM*, Paris.

MORAT, Ph., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S., 1984. — Floristic Relationships of New Caledonian Rain Forest. *In Biogeography of the Tropical Pacific*, Edit. RADOVSKY, RAVEN & SOHMER. Association of Systematics collections and Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Sp. Public., n° 72 : 71-128.

ORSTOM-UNESCO, 1983. — Recherches sur les ressources naturelles. XIX. *Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*, 473 p.

PAIJMANS, K., 1970. — An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea. *J. Ecol.* 58 : 77-101.

POORE, M. E. D., 1968. — Studies in Malaysian rain forest. I. The forest on triassic sediments in Jengha forest reserve. *J. Ecol.* 56 : 144-196.

PRANCE, G. T., RODRIGUES, W. A. & DA SILVA, M. F., 1976. — Inventário florestal de un hectare de mata de terra firme Km. 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica* 6 : 9-35.

PROCTOR, J., LEE, Y. F., LANGLEY, A. M., MUNRO, W. R. C. & NELSON, T., 1988. — Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia. I. Environment forest structure and floristics. *J. Ecol.* 76 : 320-340.

PROCTOR, J., ANDERSON, J. M., CHAI, P. & VALLACK, H. W., 1983. — Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gumung Mulu National Park Sarawak. I. Forest environment, structure and floristics. *J. Ecol.* 71 : 237-260.

PUIG, H. & LESCURE, J.-P., 1981. — Etude de la variabilité floristique dans la région de la Piste de Saint Elie. L'Ecosystème forestier guyanais. Etude et mise en valeur. *Bull. de liaison du groupe de travail* n° 3.

RAI, S. N. & PROCTOR, J., 1986. — Ecological studies of four rainforests in Karnataka, India. I. Environment, structure, Floristics and Biomass. *J. Ecol.* 74 : 439-454.

ROLLET, B., 1979. — Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale. *Œcol. Plant.* 14 (3) : 319-344.

ROLLET, B., 1983. — La régénération naturelle dans les trouées. *Bois et Forêts des Tropiques* 201 : 3-31.

UHL, C. & MURPHY, P. C., 1981. — Composition structure and regeneration of tierra firma forest in the Amazon basin of Venezuela. *Tropical Ecology* 22 : 219-237.

WHITMORE, T. C. & SIDIYASA, K., 1986. — Comparison and structure of a lowland rain forest in Taraut, northern Sulawesi. *Kew Bull.* 41 : 747-756.

ANNEXE : Liste des espèces (A : Alluvions, P : Pentes)

Agavacées
Cordyline neocaledonica Linden — A P
Alangiacées
Alangium bussyanum (Baillon) Harms — A P
Alseuosmiacées
Wittsteinia balansae (Baillon) Steenis — A P
Anacardiacées
Euroschinus rubromarginatus E. G. Baker — A P
Semecarpus neocaledonica Engl. — A P
Annonacées
Polyalthia sp. 1 (*JMV 6477*) — A P
Xylopia pancheri Baillon — P
Xylopia vieillardii Baillon — A P
Apocynacées
Alstonia odontophora Boiteau — P
Alstonia saligna S. Moore — P
Alstonia vieillardii Heurck. & Muell. Arg. — A
Alyxia baillonii Guillaumin — P
Alyxia caletioides (Baillon) Guillaumin — A
Alyxia cylindrocarpa Guillaumin — A P
Alyxia leucogyne Heurck. & Muell. Arg. — A P
Artia francii (Guillaumin) Pichon — A P
Cerberiopsis candelabra Vieill. — P
Melodinus balansae Baillon — A P
Neisosperma miana (Baillon ex Guillaumin) Boiteau — A P
Ochrosia balansae Baillon ex Guillaumin — A P
Ochrosia silvatica Däniker — P
Pagiantha cerifera (Pancher & Sebert) Markgraf — A P
Parsonsia longiflora Guillaumin — A P
Parsonsia pachycarpa Guillaumin — A
Parsonsia populifolia Baillon — A P
Rauvolfia balansae (Baillon) Boiteau — A
Aquifoliacées
Ilex sebertii Pancher — A P

Araliacées
- *Arthrophyllum angustatum* (Baillon) Philipson — P
- *Botryomeryta lecardii* Viguier — A P
- *Delarbrea longicarpa* Viguier — A P
- *Meryta balansae* Baillon — A
- *Meryta coriacea* Baillon — A P
- *Meryta sp. 1* (*MacKee 18646*) — A
- *Myodocarpus fraxinifolius* Brongniart & Gris — A P
- *Myodocarpus lanceolatus* Dubard & Viguier — P
- *Myodocarpus sp. 1* (*Lowry 3235*) — A P
- *Polyscias bracteatus* (Viguier) Lowry, *ined.* — A P
- *Polyscias dioicus* (Vieill.) Harms — A P
- *Schefflera gabriellae* Baillon — A P
- *Schefflera sp. 2* (*JMV 4210*) — P
- *Schefflera sp. 3* (*JMV 6474*) — P
- *Schefflera sp. 4* (*JMV 6475*) — P

Araucariacées
- *Agathis lanceolata* Lindley ex Warb. — A P
- *Araucaria bernieri* Buchholz — P

Asclépiadacées
- *Hoya neocaledonica* Schltr. — A
- *Marsdenia balansae* Baillon — A P

Athérospermatacées
- *Nemuaron vieillardii* Baillon — P

Balanopacées
- *Balanops vieillardii* Baillon — A P

Bignoniacées
- *Deplanchea speciosa* Vieill. — A P

Burséracées
- *Canarium oleiferum* Baillon — P

Césalpiniacées
- *Caesalpinia schlechteri* Harms — A
- *Storckiella pancheri* Baillon — A P

Casuarinacées
- *Gymnostoma poissonianum* (Schltr.) L. Johnson — P
- *Gymnostoma webbianum* (Miq.) L. Johnson — A

Célastracées
- *Salaciopsis sparsiflora* Hürliman — P

Chloranthacées
- *Ascarina rubricaulis* Solms — P

Chrysobalanacées
- *Hunga rhamnoides* (Guillaumin) Prance — A

Cunoniacées
- *Acsmithia densiflora* (Brongniart & Gris) Hoogland — A P
- *Codia arborea* Brongniart ex Guillaumin — P
- *Cunonia balansae* Brongniart & Gris — P
- *Cunonia montana* Schltr. — A P
- *Cunonia vieillardii* Brongniart & Gris — P
- *Geissois hirsuta* Brongniart & Gris — A P
- *Geissois sp. 1.* (*McPherson 1518*) — A P
- *Geissois sp. 2* (*JMV 1397*) — A P
- *Pancheria sebertii* Guillaumin — P
- *Pancheria sp. 1* (*MacKee 38891*) — P

Cyathéacées
- *Cyathea albifrons* Vieill. ex Fournier — A P
- *Cyathea vieillardii* Mett. — P

Cypéracées
- *Baumea deplanchei* Boeckeler — A P
- *Costularia sylvestris* Raynal — A P
- *Gahnia novocaledonensis* Benl — A P

Dilléniacées
- *Hibbertia lucens* Brongniart & Gris ex Sebert & Pancher — A P
- *Hibbertia pancheri* (Brongniart & Gris) Briquet — P

Ebénacées
- *Diospyros austrocaledonica* Hiern — A P
- *Diospyros lecardii* Guillaumin — A
- *Diospyros macrocarpa* Hiern — A P
- *Diospyros neocaledonica* (Montr.) Kosterm. — P
- *Diospyros parviflora* (Schltr.) Bakh. — A P
- *Diospyros yaouhensis* (Schltr.) Kosterm. — A P

Eléocarpacées
- *Elaeocarpus angustifolius* Blume — A P
- *Elaeocarpus brachypodus* Guillaumin — A
- *Elaeocarpus speciosus* Brongniart & Gris — A P
- *Elaeocarpus vieillardii* Brongniart & Gris — P
- *Elaeocarpus weibelianus* Tirel — P
- *Elaeocarpus yateensis* Guillaumin — A P
- *Sloanea haplopoda* (Guillaumin) A. C. Smith — P
- *Sloanea koghiensis* Tirel — A P
- *Sloanea montana* (Labill.) A. C. Smith — P

Epacridacées
- *Styphelia cymbulae* (Labill.) Sprengel — P
- *Styphelia pancheri* (Brongniart & Gris) F. Muell. — A P

Euphorbiacées
- *Austrobuxus pauciflorus* Airy Shaw — A P
- *Bocquillonia spicata* Baillon — A P
- *Cleidion lasiophyllum* Pax & K. Hoffm. — A P
- *Cleidion vieillardii* Baillon — A P
- *Glochidion sp. 1* (*McPherson 2178*) — A
- *Neoguillauminia cleopatra* (Baillon) Croizat — P
- *Phyllanthus carlottae* Schmid — P
- *Phyllanthus pancherianus* Baillon — P
- *Phyllanthus sp. 1* (*Schmid 5265*) — A P
- *Phyllanthus sp. 3* (*MacKee 39726*) — P
- *Phyllanthus yaouhensis* Schltr. — A P

Flacourtiacées
- *Casearia silvana* Schltr. — A P
- *Homalium guillainii* (Vieill.) Briquet — A P
- *Lasiochlamys planchonellifolia* (Guillaumin) Sleumer — P
- *Lasiochlamys rivularis* Sleumer — A P
- *Lasiochlamys trichostemona* (Guillaumin)

Sleumer A P
Xylosma sp. 1 (JMV 6493) P
Xylosma vincentii Guillaumin A P
Flagellariacées
Flagellaria neocaledonica Schltr. A P
Joinvillea plicata (J. D. Hook.) Newell & Stone A P
Flindersiacées
Flindersia fournieri Pancher P
Gesnériacées
Coronanthera pulchra C. B. Clarke A
Goodéniacées
Scaevola balansae Guillaumin A P
Graminées
Greslania rivularis Balansa P
Oplismenus hirtellus (L.) P. Beauv. A
Guttifères
Calophyllum caledonicum Vieill. A P
Garcinia amplexicaulis Vieill. P
Garcinia balansae Pierre A P
Garcinia neglecta Vieill. A P
Garcinia puat Guillaumin A P
Montrouziera cauliflora Planchon & Triana P
Montrouziera gabriellae Baillon P
Hernandiacées
Hernandia cordigera Vieill. A P
Hippocratéacées
Dicarpellum pronyense (Guillaumin) A. C. Smith P
Dicarpellum sp. 1 (JMV 6485) A P
Icacinacées
Apodytes clusiifolia (Baillon) Villiers A P
Citronella sarmentosa (Baillon) Howard A P
Gastrolepis austrocaledonica (Baillon) Howard A P
Genre ? *sp. 1 (MacKee 32302)* A P
Lauracées
Cryptocarya mackeei Kosterm. P
Cryptocarya phyllostemon Kosterm. A P
Cryptocarya sp. 1 (JMV 6494) A P
Cryptocarya sp. 3 (JMV 6495) A P
Cryptocarya sp. 4 (JMV 6497) A P
Cryptocarya transversa Kosterm. A P
Endiandra polyneura Schltr. A P
Endiandra sebertii Guillaumin P
Endiandra sp. 1 (JMV 6500) A P
Endiandra sp. 2 (JMV 6502) P
Genre ? *sp. 1 (JMV 6503)* P
Litsea ripidion Guillaumin P
Litsea triflora Guillaumin P
Linacées
Hugonia jenkinsii F. Muell. A P
Hugonia penicillanthemum Baillon ex Pancher & Sebert P
Loganiacées
Fagraea berteroana A. Gray A
Geniostoma densiflorum Baillon A P
Geniostoma novaecaledoniae Vieill. ex Baillon A P
Méliacées
Dysoxylum canalense (Baillon) C. DC. P
Dysoxylum lenormandianum DC. A P
Dysoxylum roseum DC. A P
Ménispermacées
Hypserpa neocaledonica Diels A P
Mimosacées
Archidendropsis granulosa (Labill.) Nielsen A P
Archidendropsis paivana (Fournier) Nielsen A P
Monimiacées
Hedycarya cupulata Baillon A P
Moracées
Ficus austrocaledonica Bureau A P
Ficus dzumacensis Guillaumin A
Ficus nitidifolia Bureau A P
Ficus webbiana (Miq.) Miq. A
Sparattosyce dioica Bureau A P
Myrsinacées
Maesa novocaledonica Mez A
Rapanea asymmetrica Mez A P
Rapanea macrophylla (Pancher & Sebert) Mez P
Tapeinosperma acutangulum Mez A P
Tapeinosperma amplexicaule Mez A
Tapeinosperma koghiense Guillaumin A
Tapeinosperma robustum Mez A P
Tapeinosperma schlechteri Mez A
Tapeinosperma sessilifolium Mez A
Tapeinosperma vieillardii J. D. Hook. P
Myrtacées
Archirhodomyrtus paitensis (Schltr.) Burret P
Austromyrtus diversifolia (Brongniart & Gris) Burret P
Austromyrtus pancheri (Brongniart & Gris) Burret P
Austromyrtus sp. 1 (JMV 6508) P
Austromyrtus sp. 2 (MacKee 12396) P
Caryophyllus deplanchei Guillaumin P
Caryophyllus sp. 2 (JMV 6510) A P
Caryophyllus sp. 3 (Schmid 4038) P
Caryophyllus undulatus Guillaumin A P
Caryophyllus xanthostemifolius Guillaumin P
Eugenia brongniartiana (Vieill. ex Brongniart & Gris) Guillaumin P
Eugenia pronyensis Guillaumin P
Eugenia sp. 1 (JMV 3159) A P
Eugenia sp. 2 (JMV 6512) P
Eugenia sp. 3 (McPherson 4001) P
Eugenia sp. 5 (MacKee 32297) P
Genre ? *sp. 1 (MacKee 19234)* P
Metrosideros nitida Brongniart & Gris P

Piliocalyx laurifolius Brongniart & Gris A P
Piliocalyx sp. 1 (JMV 6506) P
Pleurocalyptus pancheri (Brongniart & Gris) J. W. Dawson P
Rhodamnia andromedoides Guillaumin P
Syzygium austrocaledonicum (Seemann) Guillaumin A P
Syzygium frutescens Brongniart & Gris P
Syzygium macranthum Brongniart & Gris A P
Syzygium sp. 1 (JMV 5996) A P
Syzygium sp. 3 (McPherson 4472) P
Syzygium sp. 4 (Schmid 2746) P
Syzygium wagapense Brongniart & Gris A P
Tristaniopsis reticulata J. W. Dawson P
Xanthomyrtus hienghenensis Guillaumin P

Nyctaginacées
Pisonia gigantocarpa (Heimerl) Stemm. A

Oléacées
Jasminum neocaledonicum Schltr. A P
Linociera brachystachys (Schltr.) P. S. Green A P
Osmanthus austrocaledonicus (Vieill.) Knobl. P

Oncothécacées
Oncotheca humboldtiana (Guillaumin) Morat & Veillon P

Orchidacées
Anoectochilus imitans Schltr. A P
Calanthe balansae Finet A
Calanthe neocaledonica Rendle A P
Dendrobium fractiflexum Finet P
Malaxis taurina (H. Reichb.) Kuntze A P
Pachyplectron neocaledonicum Schltr. P
Phajus daenikeri Kränzlin A P
Tropidia viridifusca Kränzlin A P

Palmiers
Actinokentia divaricata (Brongniart & Gris) Dammer A P
Basselinia gracilis (Brongniart & Gris) Vieill. A
Basselinia pancheri (Brongniart & Gris) Vieill. A P
Brongniartikentia vaginata (Brongniart) Becc. P
Campecarpus fulcitus (Brongniart) Wendl. ex Becc. A P
Chambeyronia macrocarpa (Brongniart) Vieill. ex Becc. A
Cyphokentia macrostachya Brongniart A P

Pandanacées
Freycinetia graminifolia Solms A P
Freycinetia novocaledonica Warb. A P
Freycinetia spectabilis Solms A P
Pandanus bernardii St. John P
Pandanus reticulatus Vieill. A P
Pandanus sp. 1 (MacKee 33319) A P

Phellinacées
Phelline billardieri Pancher ex Loes. A P
Phelline comosa Labill. A P

Pipéracées
Piper austrocaledonicum DC. A P

Pittosporacées
Pittosporum baudouinii Brongniart & Gris P
Pittosporum deplanchei Brongniart & Gris P
Pittosporum leratii Guillaumin P
Pittosporum pronyense Guillaumin A P

Podocarpacées
Acmopyle pancheri (Brongniart & Gris) Pilger P
Dacrycarpus vieillardii (Parl.) Laubenf. A
Nageia comptonii (Buchholz) Laubenf. P
Podocarpus lucienii Laubenf. P
Podocarpus sylvestris Buchholz P
Prumnopitys ferruginoides (Compton) Laubenf. P

Protéacées
Beauprea asplenioides Schltr. A P
Beauprea gracilis Brongniart & Gris A
Macadamia francii (Guillaumin) Sleumer P
Sleumerodendron austrocaledonicum (Brongniart & Gris) Virot P
Stenocarpus trinervis (Montr.) Guillaumin P

Rhamnacées
Alphitonia neocaledonica (Schltr.) Guillaumin A P
Rhamnella vitiensis (Bentham) A. C. Smith P
Ventilago neocaledonica Schltr. P

Rhizophoracées
Crossostylis grandiflora Pancher A P

Rubiacées
Atractocarpus heterophyllus Guillaumin & Beauv. A P
Coelospermum balansanum Baillon P
Cyclophyllum sp. 1 (JMV 5960) A P
Gardenia aubryi Vieill. A P
Gardenia conferta Guillaumin A
Guettarda balansaeana Baillon A P
Guettarda eximia Baillon A P
Guettarda platycarpa (Montr.) Guillaumin P
Ixora francii Schltr. & K. Krause P
Ixora kuakuensis S. Moore P
Ixora montana Schltr. A P
Morierina montana Vieill. A
Morinda sp. 1 (JMV 657) A P
Morinda sp. 2 (Schmid 2747) A P
Neofranciella pterocarpon (Guillaumin) Guillaumin P
Psychotria baillonii Schltr. A P
Psychotria douarrei (Beauv.) Däniker A P
Psychotria goniocarpa (Baillon) Guillaumin A P
Psychotria leratii Guillaumin P
Psychotria monanthos (Baillon) Schltr. A P
Psychotria oleoides (Baillon) Schltr. A P
Psychotria rubefacta (S. Moore) Guillaumin A P

Psychotria semperflorens (Baillon) Pancher ex Beauv.	A P
Psychotria speciosa (Montr.) S. Moore	P
Randia pseudoterminalis Guillaumin	P
Tarenna microcarpa (Guillaumin) Jérémie	P
Tarenna sp. 1 (*JMV 6701*)	A P
Rutacées	
Comptonella sessilifoliola (Guillaumin) Hartley	P
Halfordia kendac (Montr.) Guillaumin	A P
Medicosma leratii (Guillaumin) Hartley	A P
Melicope lasioneura Baillon	A P
Melicope vieillardii Baillon	A P
Myrtopsis sp. 1 (*MacKee 12405*)	P
Sarcomelicope argyrophylla Guillaumin	P
Sarcomelicope sarcococca (Baillon) Engl.	A P
Zanthoxylum schlechteri Guillaumin	P
Zanthoxylum sp. 1 (*JMV 5895*)	A P
Zieridium pseudobtusifolium Guillaumin	A P
Sapindacées	
Cupaniopsis azantha Radlk.	A P
Cupaniopsis oedipoda Radlk.	A P
Cupaniopsis sp. 1 (*JMV 5936*)	A
Cupaniopsis sp. 2 (*MacKee 38028*)	A P
Cupaniopsis sp. 3 (*MacKee 34849*)	A P
Cupaniopsis tramitis Guillaumin	A P
Cupaniopsis trigonocarpa Radlk.	P
Guioa glauca (Labill.) Radlk.	A P
Guioa sp. 2 (*JMV 6541*)	A P
Guioa sp. 3 (*MacKee 40285*)	P
Guioa villosa Radlk.	A P
Storthocalyx chryseus Radlk.	P
Storthocalyx leioneurus Radlk.	A P
Sapotacées	
Beccariella baueri (Montr.) Aubrév.	P
Beccariella novocaledonica (Dubard) Aubrév.	P
Beccariella sebertii (Pancher) Pierre	P
Bureavella endlicheri (Montr.) Aubrév.	A P
Bureavella wakere (Pancher & Sebert) Aubrév.	A P
Genre ? *sp. 1* (*JMV 6536*)	A P
Niemeyera balansae (Baillon) Aubrév.	A P
Ochrothallus multipetalus (Vink) Aubrév.	P
Ochrothallus sarlinii Aubrév.	A P
Ochrothallus sessilifolius (Pancher & Sebert) Pierre ex Guillaumin	A P
Ochrothallus sp. 1 (*McPherson 5780*)	A P
Ochrothallus sp. 2 (*Pennington 10293*)	P
Planchonella kuebiniensis Aubrév.	P
Planchonella laetevirens (Baillon) Pierre ex Dubard	P
Planchonella pronyensis Guillaumin	A
Planchonella thiensis Aubrév.	A P
Pycnandra chartacea Vink	A
Pycnandra sp. 2 (*MacKee 42256*)	P
Pycnandra sp. 3 (*MacKee 42969*)	A P
Pycnandra sp. 4 (*MacKee 42992*)	P
Sebertia acuminata Pierre ex Baillon	A P
Saxifragacées	
Polyosma brachystachys Schltr.	P
Quintinia media (Baillon) Guillaumin	P
Simaroubacées	
Soulamea fraxinifolia Brongniart & Gris	A
Smilacacées	
Smilax sp. 1 (*Schmid 75*)	A P
Smilax sp. 2 (*JMV 1350*)	P
Solanacées	
Duboisia myoporoides R. Brown	A
Sphénostémonacées	
Sphenostemon balansae Baillon	P
Sphenostemon comptonii E. G. Baker	P
Sterculiacées	
Acropogon austrocaledonicus (J. D. Hook.) Morat	A P
Acropogon francii (Guillaumin) Morat	P
Maxwellia lepidota Baillon	A P
Symplocacées	
Symplocos flavescens Brand	A P
Thyméléacées	
Lethedon calophylla (Guillaumin & MacKee), *comb. ined.*	P
Lethedon salicifolia (Labill.) Aymonin	A P
Urticacées	
Procris pedunculata (Forster) Wedd.	A
Verbénacées	
Gmelina neocaledonica S. Moore	P
Oxera palmatinervia Dubard	A P
Oxera sp. 1 (*Schmid 5175*)	A P
Vitex sp. 1 (*JMV 4325*)	A
Violacées	
Agatea deplanchei (Brongn. & Gris ex Guillaumin), *comb. ined.*	A P
Hybanthus austrocaledonicus (Vieill.) Schinz & Guillaumin ex Melchior	A
Wintéracées	
Zygogynum balansae (*McPherson 2891*)	P
Zygogynum pancheri (Baillon) Vink	A P
Zygogynum pomiferum Baillon	A P
Zygogynum schlechteri (Guillaumin) Vink	A

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 275-280.

Novitates gabonenses 6 [1]. Some critical observations on *Combretum* versus *Quisqualis* (*Combretaceae*) and description of two new species of *Combretum*

C. C. H. JONGKIND

Summary : The delimitation of *Combretum* versus *Quisqualis* is discussed. The two genera are judged congeneric, and must be united. Two species of *Combretum* from Central Africa are described as new to science : *C. inflatum* and *C. exellii.*

Résumé : La délimitation des genres *Combretum* et *Quisqualis* est discutée. Ces taxons sont jugés congénériques et doivent être regroupés. Deux nouvelles espèces de *Combretum* sont décrites : *C. inflatum* et *C. exellii.*

Carel C. H. Jongkind, Herbarium Vadense, Postbus 8010, 6700 ED Wageningen, The Netherlands.

In preparing *Combretaceae* for the Flore du Gabon, a number of new species from Gabon and neighbouring flora areas have been discovered. The first two, *Combretum inflatum* and *C. exellii*, are published in this article.

The first one, *C. inflatum*, demonstrates that there is more variation in the comparative length of the stamens than was previously reported.

DELIMITATION OF *COMBRETUM* VERSUS *QUISQUALIS*

At the beginning of this century *Quisqualis* L. was considered distinct from *Combretum* Loefl. by the possession of a dehiscent as opposed to an indehiscent fruit (ENGLER & DIELS, 1899). In addition *Quisqualis* was thought always to have a long tubular upper receptacle, which is absent in *Combretum* (HOOKER, 1867 ; LAWSON, 1871). Later these characters proved to be unreliable for the separation of these genera. In 1931 EXELL proposed a new delimitation based on the insertion of the style in the upper receptacle : adnate to the wall in *Quisqualis*, free in *Combretum*.

1. Novitates gabonenses is a series of publications disseminating various botanical observations from Gabon, emanating from the cooperation between the Herbier National du Gabon (LBV) and the Herbarium Vadense (WAG).

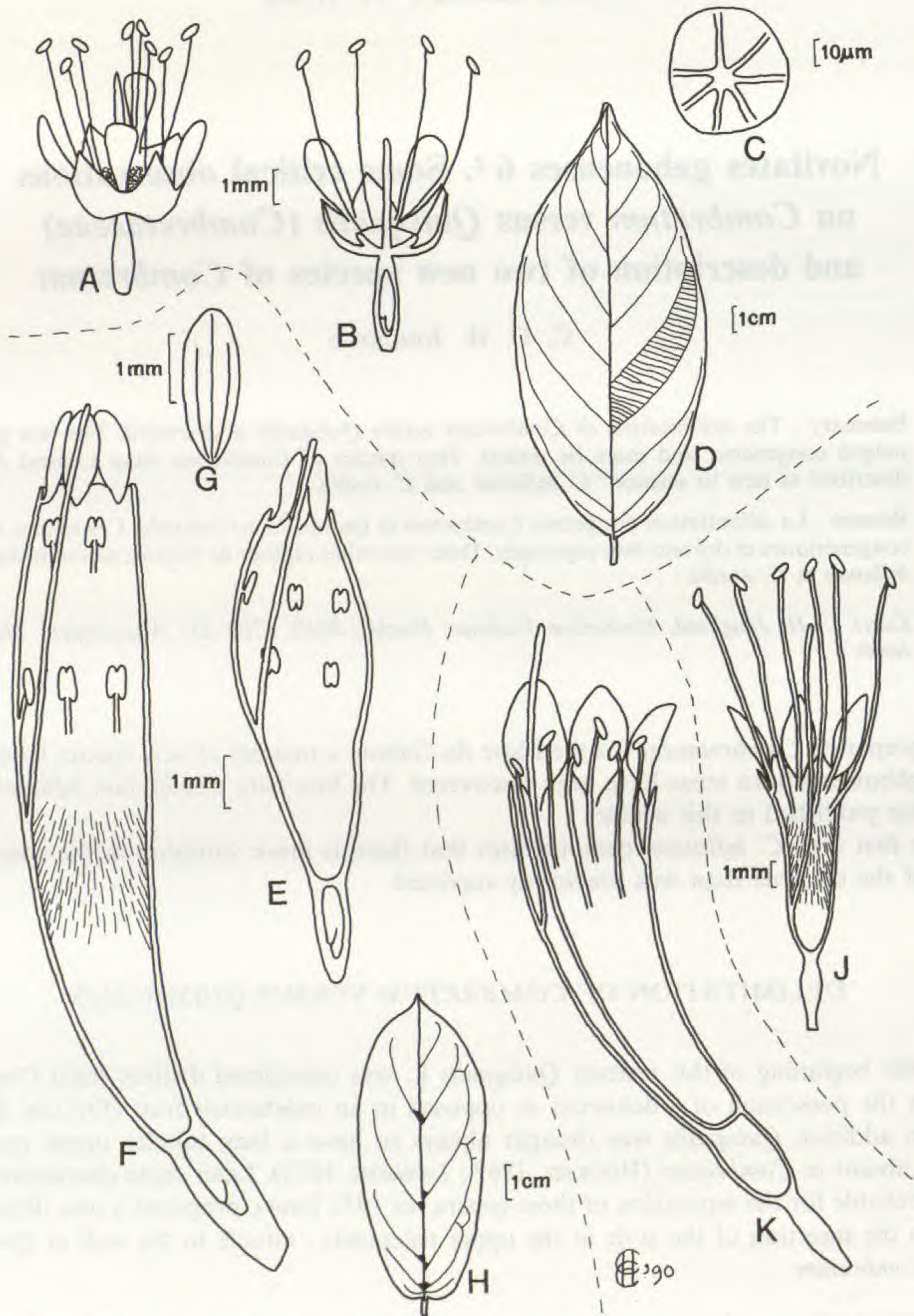


Fig. 1. — **Combretum exellii** : **A**, flower ; **B**, flower cut lengthwise, hairs on the discus omitted ; **C**, scale from above ; **D**, leaf. — **Combretum inflatum** : **E**, flower from the top of the inflorescence, cut lengthwise ; **F**, flower from the base of the inflorescence, cut lengthwise ; **G**, petal ; **H**, leaf. — **Combretum hensii** : **J**, flower cut lengthwise. — **Quisqualis exannulatum** : **K**, flower cut lengthwise (same scale as J).

Many years later LIBEN sent a collection of an as yet still undescribed species *Combretum ghesquieri* Liben, to EXELL. In this species the style is adnate for a short distance to the wall of the upper receptacle ; nevertheless, it does not belong to *Quisqualis*, nor to the related *Combretum* subg. *Cacoucia* (Aubl.) Exell & Stace (see EXELL & STACE, 1964). As a result the delimitation of the two genera was again reviewed (EXELL & STACE, 1964). The two genera were retained, and were distinguished by combinations of characters, as follows :

" Style free from the upper receptacle, except sometimes for a short stalk-like portion of the latter joining it to the lower receptacle, or adnate to the wall of the upper receptacle for up to only 2 mm ; stamens exserted, or if not exserted (in very few species) then upper receptacle patelliform to campanulate ; glandular trichomes either scales or stalked glands (very rarely both) .... *Combretum*

Style adnate to the wall of the upper receptacle for at least half the length of the latter ; stamens not or scarcely exserted ; upper receptacle tubular to narrowly or very narrowly tubular or bucciniform ; glandular trichomes always stalked glands only .... *Quisqualis* "

This change in delimitation made it necessary to refer *Quisqualis hensii* (Engl. & Diels) Exell (Fig. 1, *J*) back to *Combretum* again. The following species, however, render this delimitation untenable.

1. Recently I discovered that the well known *Combretum grandiflorum* G. Don does not fit in either of the two genera according to the delimitation of EXELL & STACE. In this species the style is fused for much more than 2 mm to the wall of the upper receptacle (Fig. 2). This fusion has the same orientation in the flower as in species of *Quisqualis*. However, its stamens are well exserted.

2. Another species, *Quisqualis exannulata* (O. Hoffm.) Exell, provides a reciprocal example of combined characters between the two genera. In this species the style is adnate for much less than half the length of the upper receptacle (Fig. 1, *K*). This was already shown by the drawing in the monograph of the African *Combretum* by ENGLER & DIELS (1899).

These 2 species show that the characters used by EXELL & STACE in 1964 are not sufficient to separate the two genera. Since no other characters have been identified that would allow for the reliable and unambiguous separation of *Quisqualis* and *Combretum*, they must be united ; the name *Combretum* has priority.

The necessary new combinations will be made in a forthcoming publication.

DESCRIPTION OF TWO NEW SPECIES IN *COMBRETUM*

Combretum inflatum Jongkind, *sp. nov.* — Fig. 1, *E-H*.

Frutex scandens ; folia opposita ; petiolus ca. 6 mm longus ; lamina coriacea, maxime 9 cm longa et 4 cm lata ; bracteae 15 mm longae, 6 mm latae ; receptaculum superius 8-14 mm longum, cylindraceo-inflatum ; petala 1.5-2.5 mm longa, 0.5-1 mm lata ; stamina intus receptaculo superiore inserta ; stylus tertia ad media parte receptaculo superiore adnatus ; fructus 5-pterus.

TYPE : *de Wilde & Arends 9989*, Gabon, near Bongoville, 1°38′ S-13°54′ E, fl., y. fr. Dec. (holo-, WAG).

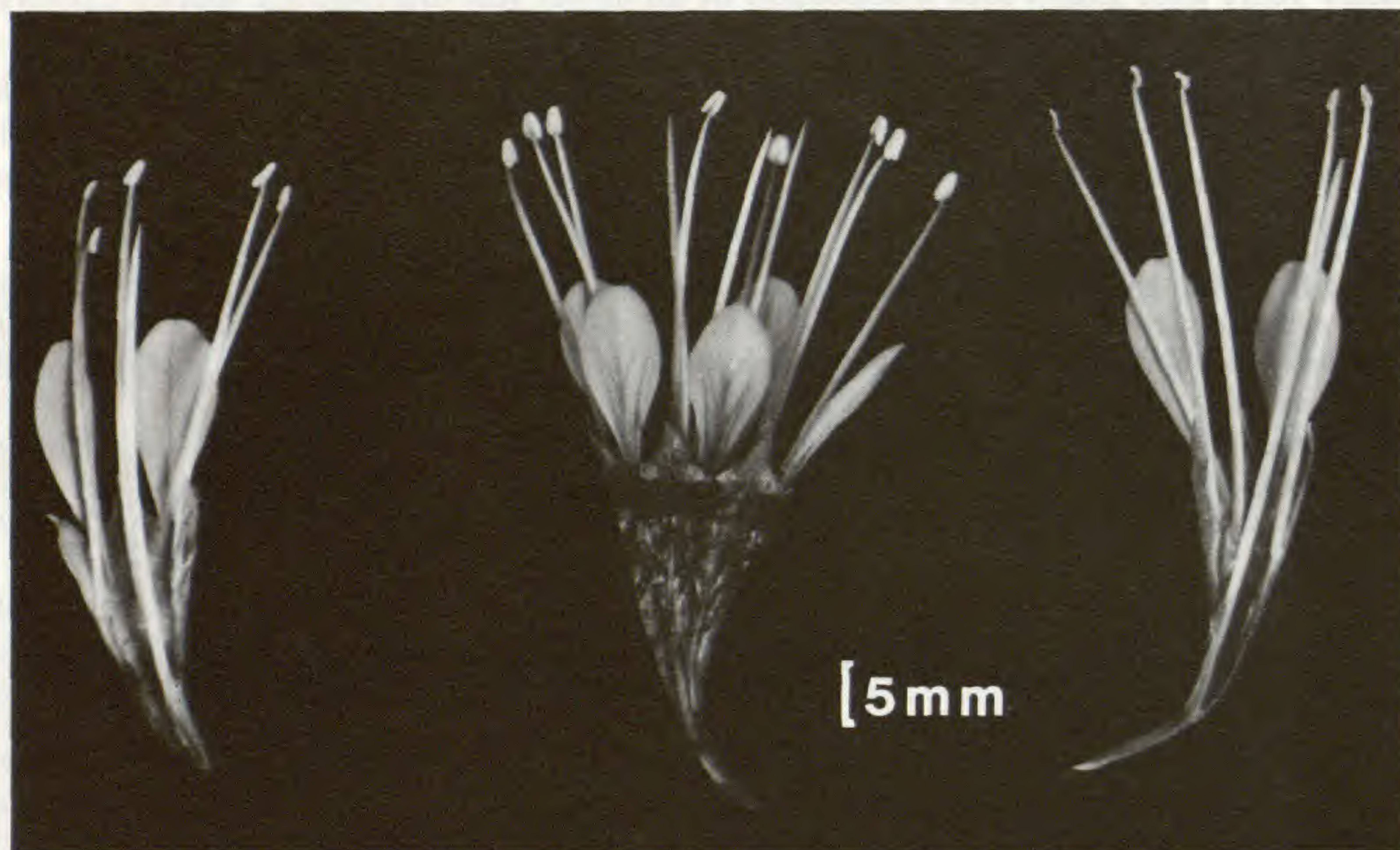


Fig. 2. — **Combretum grandiflorum** : cross-section of a fresh flower, showing the adnation of the style to the wall of the upper receptacle.

Liana up to 12 m long. Branchlets with bark peeling in long fibrous strips. Leaves opposite, up to 9 cm long and 4 cm wide, coriaceous, somewhat shining on both sides, hairy domatia in the axills of the main lateral nerves, otherwise glabrous except for few simple and glandular hairs on the midrib ; base cordate ; apex short, acuminate ; main lateral nerves 4-7 pairs ; leaves near inflorescence pale and somewhat velutinous. Petiole up to 7 mm long, the lower part often transformed into a woody hook of up to 6 mm long. Inflorescence a terminal or axillary bracteate spike, rachis up to 4 cm long, floral length decreasing strongly from the base to the top. Bracts up to 15 mm long and 6 mm wide, very pale green. Flowers 5-merous, on the outside covered by ordinary hairs mixed with scattered short glandular hairs. Lower receptacle 2-4 mm long ; upper receptacle 8-14 mm long and 2.5-3.5 mm wide, narrowing distally, glabrous on the inside or with a ring of hairs directed upwards on about one third of its length, pale green. Calyx lobes up to 0.5 mm long. Petals almost closing the mouth of the upper receptacle, 1.5-2.5 mm long and 0.5-1 mm wide, pubescent on the outside and glabrous but papillate on the inside, greenish-white. Stamens 2-seriate, attached in the widest part of the upper receptacle, never visible from outside ; filaments 0-1.5 mm long ; anthers ca. 0.5 mm long. Style up to 15 mm long, for 1/3 to 1/2 attached to the wall of the upper receptacle, not or scarcely exceeding the petals. Fruit up to 20 × 14 mm, covered by many small inconspicuous hairs, with papery wings ; stipe up to 3 mm long.

MATERIAL EXAMINED. — GABON : near Bongoville, 1°38′ S-13°54′ E (fl., y. fr. Dec.), *de Wilde & Arends 9989* (WAG), type. — CONGO : Brazzaville area, Kibossi region, forest along Ngampiema R (fl. Oct.), *Sita 2767* (BR). — ZAIRE : Kinshasa area, Nkamu (fl., fr. March), *Pauwels 4951* (BR, WAG).

NOTE. — The name *Combretum inflatum* refers to the shape of the upper receptacle of this species. It differs clearly from related species in this respect and in its stamens, which are very short and hidden deep in the upper receptacle.

Combretum exellii Jongkind, *sp. nov.* — Fig. 1, *A-D.*

Frutex scandens ; folia opposita ; petiolus ca. 8 mm longus ; lamina coriacea, maxime 16 cm longa, 8 cm lata, subtus pubescens ; receptaculum extus lepidotum et pilis suffultum ; receptaculum superius subpatelliforme ; calycis lobi deltoidei, ca. 1 mm longi ; petala 1.5 mm longa, 0.5-1 mm lata, obcordata ; discus distincte marginatus pilosissimus ; fructus 4-pterus.

TYPE : *de Wilde & Arends 10053*, Gabon, Cristal Mts, 3 km along road Tchimbélé-Kinguélé, 550 m altitude, fl., y. fr. Dec. (holo-, WAG ; iso-, LBV).

Long forest liana. Leaves opposite, up to 16 cm long and 8 cm wide, thickly leathery, dull dark green above, dull yellowish-green beneath ; apex acuminate ; main lateral nerves 7-9 pairs, the tertiary nervation forming a pattern of almost parallel lines, main lateral nerves impressed above, midrib, lateral nerves and reticulation strongly prominent beneath. Petiole up to 9 mm. Young leaves and branches puberulous. Scales ca. 50 μm diameter. Inflorescences crowded, axillary, up to 8 cm long panicles with peduncles 0.5-1.5 cm long. Bracts less than 1 mm long. Flowers 4-merous, with hairs and scales on the outside, fragrant, not protogynous. Lower receptacle 1.5-3 mm long ; upper receptacle shallowly campanulate, 2-3 mm wide, cream coloured. Calyx lobes triangular, 1 mm long, pubescent to almost glabrous inside. Petals obcordate, 1.5 mm long and 0.5-1 mm wide, glabrous, whitish. Filaments 3-4 mm long ; anthers ca. 0.4 mm long. Disk densely hairy on the free margin otherwise glabrous. Style 2-2.5 mm long. Immature fruits winged, pale yellowish-green.

MATERIAL EXAMINED. — CAMEROUN : Kumba Distr., Mbalange For. Res. (fl. March), *Binuyo & Daramola FHI 35656* (K) ; Barombi Kang, near Kumba (fl. April), *Thomas 3445* (BR, MO, WAG) ; Kumba-Douala road, 5 km S of Ediki, 4°30′ N-9°27′ E, 180 m altitude (fl. May), *Thomas 6137* (BR, K, MO, WAG). — GABON : Cristal Mts, 3 km along road Tchimbélé-Kinguélé (fl., y. fr. Dec.), *de Wilde & Arends 10053* (LBV, WAG), type.

NOTE. — This species was collected for the first time in 1956 by BINUYO & DARAMOLA. In 1957 EXELL wrote on this collection “ probably sp. nov. ” and “ near *Combretum gabonense* Exell ”. However, he never published a name and description, probably because this accession is incomplete, with few open flowers and no fruits. Recently more complete material was collected, confirming it to be an undescribed species, related to *Combretum gabonense*. In honour of Dr. A. W. EXELL, who worked for half a century on *Combretaceae*, it is named *Combretum exellii.*

REFERENCES

ENGLER, A. & DIELS, L., 1899. — *Combretaceae — Combretum. Monographieen afrikanischer Pflanzen-familien und -gattungen* 3.

EXELL, A. W., 1931. — The genera of *Combretaceae*. *Journ. Bot.* 69 : 113-128.

EXELL, A. W. & STACE, C. A., 1964. — Reorganisation of the genus *Quisqualis*. *Bol. Soc. Brot.*, ser. 2, 38 : 139-143.

HOOKER, J. D., 1867. — *Combretaceae*. *In* BENTHAM & HOOKER, *Genera Plantarum* 1 : 782.

LAWSON, M. A., 1871. — *Combretaceae*. *In* OLIVER, *Flora Tropical Africa* 2 : 413-436.

LIBEN, L., 1965. — Note sur quelques *Combretaceae*. *Bull. Jard. Bot. Etat* 35 (2) : 167-184.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 281-292.

Aubergines (*Solanum spp.*) des environs de Taï (Côte d'Ivoire)

G. H. Schmelzer

Résumé : En Côte d'Ivoire les « aubergines » africaines (espèces de *Solanum* sauf *S. melongena*) constituent une part importante de la sauce qui accompagne le riz, l'igname ou le taro. Dans la région de Taï la variation des aubergines à fruits comestibles est importante et complexe. L'objectif a été de parvenir à un essai de classification taxonomique et d'établir une liste des noms vernaculaires de ces plantes pour en traduire la diversité.

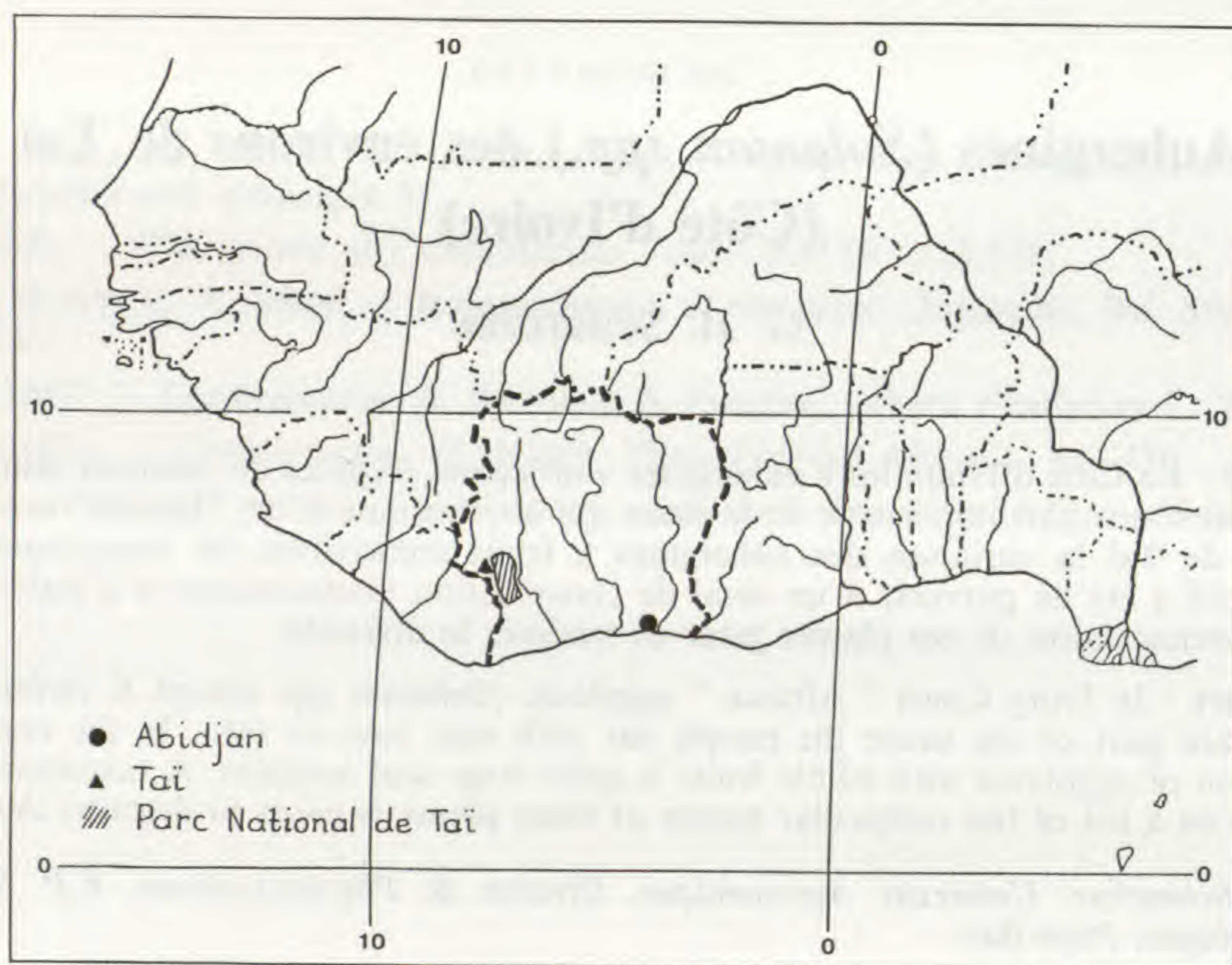
Summary : In Ivory Coast " African " eggplants (*Solanum spp.* except *S. melongena*) form an important part of the sauce the people eat with rice, yam or taro. In the region of Taï the variation of eggplants with edible fruits is quite large and complex. A taxonomic classification as well as a list of the vernacular names of these plants is given to describe the diversity.

Gaby Schmelzer, Université Agronomique, Division de Phytotaxonomie, B.P. 8010, 6700 ED Wageningen, Pays-Bas.

Le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire est dominé par un climat subéquatorial, caractérisé par une humidité de l'air et une température très élevées ; on y reconnaît quatre saisons qui correspondent à l'alternance des périodes sèches et pluvieuses : la grande période des pluies d'avril à août ; la petite période sèche en août ; la petite saison des pluies de septembre à novembre ; la grande période sèche de fin novembre à mi-avril. Les précipitations sont de 1950 mm/an environ. La température moyenne est de 25,5° C avec une amplitude de 3° C.

La principale formation végétale est la forêt tropicale humide. Le Parc National de Taï représente la dernière forêt non perturbée de ce type en Afrique occidentale.

La région de Taï est peuplée par les Oubi, une ethnie autochtone de quelque 4000 individus, dont la moitié est au Liberia. Une ethnie alliée aux Oubi, les Guéré, habitent plus au nord. Durant ces 15 dernières années la population de Taï a augmenté à la suite de la décision gouvernementale visant à accroître la production de cacao dans cette région. Les Baoulé (ethnie principale de la Côte d'Ivoire) et les Burkinabé (habitants du Burkina Faso) sont les immigrants les plus nombreux (De Namur, 1978 ; De Rouw & Van Vliet, 1979). Ils ont probablement apporté quelques cultivars d'aubergines de leurs régions d'origine (Carte 1).



CARTE 1. — La région de Taï en Côte d'Ivoire.

CLASSIFICATION TAXONOMIQUE

Selon D'ARCY (1973), il y a plusieurs lignées évolutives dans le genre *Solanum* (dont les aubergines forment une partie). Il distingue 7 sous-genres : *Archaesolanum, Bassovia, Brevantherum, Leptostemonum, Lyciosolanum, Potatoe* et *Solanum*. Les 8 espèces de *Solanum* qu'on rencontre à Taï appartiennent aux sous-genres *Brevantherum, Leptostemonum* et *Solanum* (JAEGER & HEPPER, 1986).

Genre : *Solanum* L.
  Sous-genre : *Brevantherum* (Seithe) D'Arcy
    Section : *Brevantherum* Seithe
      S. erianthum D. Don (= *S. verbascifolium* auct. *non* L.)
  Sous-genre : *Leptostemonum* (Dun.) Bitt.
    Section : *Acanthophora* Dun.
      S. aculeatissimum Jacq.
    Section : *Andromonoecum* Bitt. (= *Melongena* Dun.)
      Série : *Macrocarpon* Bitt.
        S. macrocarpon L.
    Section : *Oliganthes* (Dun.) Bitt.
      Série : *Aethiopica* Bitt.
        S. aethiopicum L.
      Série : *Afroindica* Bitt.

S. anguivi Lam. (= *S. indicum* auct. *non* L.)
Section : *Torva* Nees
Série : *Anomalum* Bitt.
S. anomalum Thonn.
Série : *Futorvum* Bitt.
S. torvum Sw.
Sous-genre : *Solanum* (= *Eusolanum* Bitt.)
Section : *Solanum* Seithe
S. americanum Mill. (= *S. nigrum* auct. *non* L.)

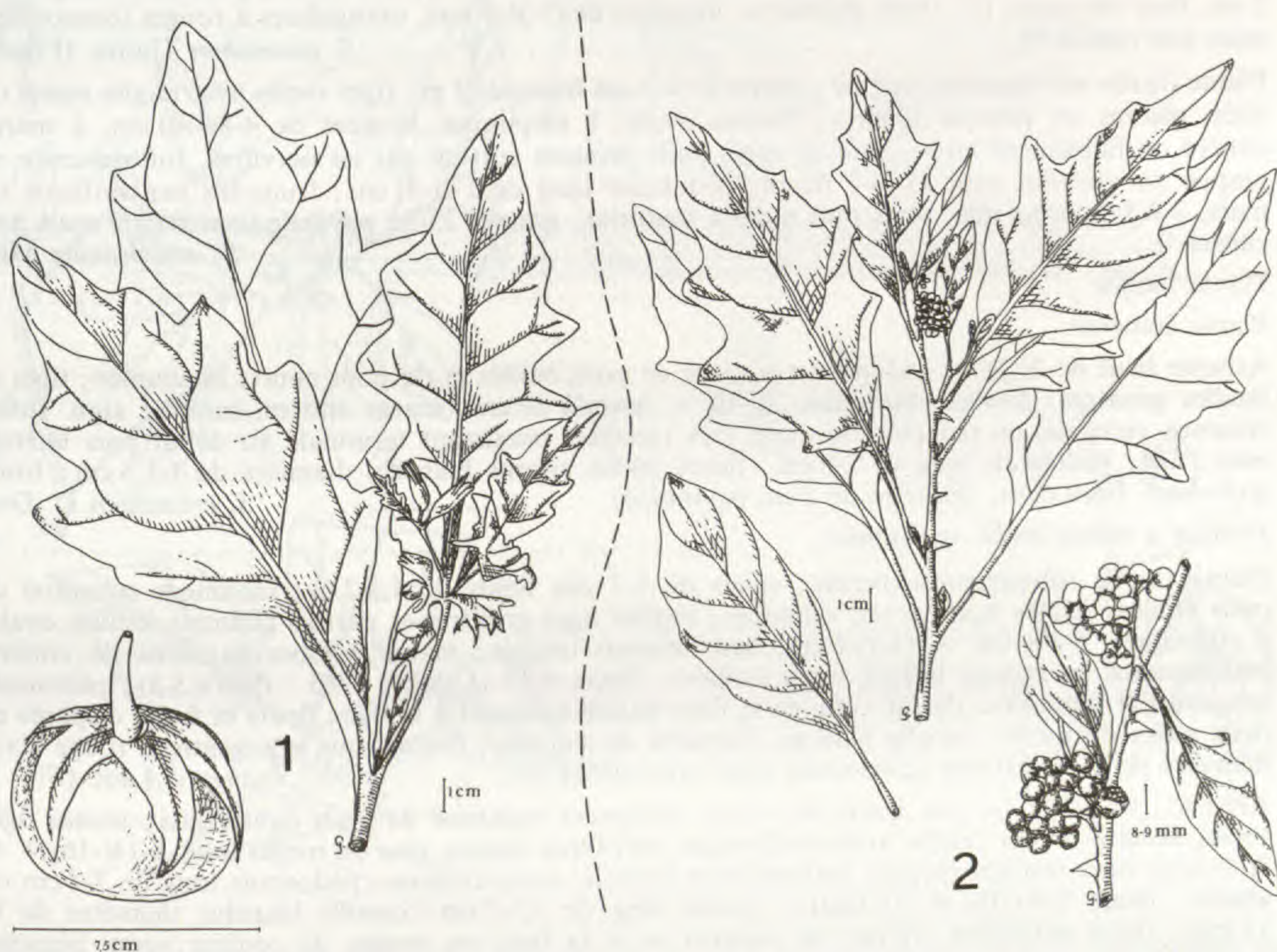


Fig. 1 et 2. — **1, Solanum macrocarpon** L. **2, Solanum anomalum** Thonn.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES AUBERGINES DE LA RÉGION DE TAÏ

Adaptée de BURKILL, 1925 ; DE KONING, 1970 ; DE ROUW, 1982 ; EDMONDS, 1979 ; GBILE, 1979 ; GRUBBEN, 1962 ; HEINE, 1963 ; HEPPER, 1979 ; LESTER, 1986 ; SYMON, 1981 ; VAN DEN BURG, 1982.

1a. Limbe glabre 2
1b. Limbe poilu 4
2a. Plante entièrement glabre, brillante ; plants de 1-2 ans hauts de 1,5 m ; tige verte ou violette ; feuilles de 20-40 × 10-15 cm, lobées ; pétiole nul ou très court. Inflorescence extra-axillaire, sans

pédoncule, les fleurs de la base (1-2) un peu séparées des autres (1-3) ; corolle campanulée, violette, diamètre de 1,5-3,5 cm, style développé seulement dans les fleurs basales ; 1-2 fruits par infrutescence, calice accrescent ; fruits globuleux, un peu aplatis au sommet, diamètre de 5-10(-15) cm, couleur violette, blanche, violette et blanche, ou encore blanche et zébrée de vert ou de jaune à maturité (cultivé) .... *S. macrocarpon* L. (Fig. 1)

2b. Plante poilue éventuellement sur les nervures du limbe, sur la tige ou sur la jeune pousse ; corolle blanche 3

3a. Plante (herbe sub-ligneuse) avec épines éparses ; plants de 1-2 ans hauts de 1,5 m ; tiges et jeunes feuilles veloutées, à poils étoilés ; feuilles ovales à elliptiques, glabres, 10-15 × (3-)4-6 cm, à marge lobée ou ondulante. Inflorescence subfasciculée, latérale, avec (3-)15-20 fleurs ; pédoncule long de 1-2 cm, fleur tétramère (!) ; fruits globuleux, diamètre de (5-)6-9 mm, orangeâtres à rouges (consommé, mais non cultivé *).. *S. anomalum* Thonn. (Fig. 2)

3b. Plante (herbe sub-ligneuse) inerme ; plants de 1-2 ans hauts de 1 m ; tiges vertes avec angles ronds ou ailés, glabres ou presque glabres ; feuilles ovales à elliptiques, longues de 4-8(-12) cm, à marge entière ou faiblement lobée, avec de rares poils présents surtout sur les nervures. Inflorescence en grappe ou ombelle, avec (3-)4-7 fleurs ; pédoncule long de 1-2(-3) cm ; fruits un peu brillants ou mats, 7-9,5 × 8-9,5 mm, verts puis noirs à maturité ; graines 25-35 par baie (consommé mais non cultivé *).. *S. americanum* Mill.

4a. Plante inerme.. 5

4b. Plante épineuse.. 7

5a. Arbuste haut de 2(-5) m ; indument constitué de poils étoilés et de poils courts et souples ; tiges et feuilles grisâtres ; feuilles elliptiques, 20-30 × jusqu'à 10 cm ; marge entière, sommet aigu. Inflorescence verticale, en panicule ou cyme très ramifiée, paraissant terminale au début puis latérale avec l'âge ; pédoncule long de 2-8 cm ; fleurs 30-80, corolle blanche, diamètre de 1-1,5 cm ; fruits globuleux, brun clair, diamètre de 1 cm (spontané) .... *S. erianthum* D. Don

5b. Feuilles à marge lobée ou ondulée 6

6a. Plante (herbe sub-ligneuse) inerme ; sujets de 1-2 ans hauts de 1,5-2 m ; indument constitué de poils étoilés ; jeunes tiges vertes, veloutées ; vieilles tiges grisâtres et parfois glabres ; feuilles ovales à elliptiques, 5-10(-14) × (2-)3-6 cm, base souvent inégale ; marge à lobes anguleux ou entière. Inflorescence en racème latéral, extra-axillaire ; fleurs 6-15 (Jaeger, 1985 : fleurs 3-8) ; pédoncule très court (1-2 mm) ou absent, celui de la fleur basale adhérant à la tige ; fleurs et fruits disposés en deux séries distinctes ; corolle blanche, diamètre de 4-6 mm ; fruits jaune orangeâtre à rouge clair, diamètre de 8-10(-12) mm (consommé mais non cultivé *) .... *S. anguivi* Lam. (Fig. 3)

6b. Arbuste ; sujets de 1-2 ans hauts de 1-2 m ; indument constitué de poils étoilés gris ; jeunes tiges vertes, ensuite brunes ; limbe ovale à elliptique, vert foncé dessus, plus ou moins lobé, 8-14(-16) × 4-8(-11) cm, base souvent inégale. Inflorescence latérale, extra-axillaire ; pédoncule long de 2-4 cm ou absent ; fleurs 2-3(-10), si 10 fleurs : rachis long de 1,5-2 cm ; corolle blanche, diamètre de 8-12 mm ; fruits globuleux, aplatis au sommet ou à la base ou ovales, de couleur verte, blanche, orange, jaune, rouge, ou encore blanche et zébrée de vert, diamètre de 1-4 cm et longueur de 1-7 cm (cultivé) .... *S. aethiopicum* L. cv-groupe Gilo (Fig. 5-8)

7a. Inflorescence latérale, extra-axillaire, moins de 16 fleurs par inflorescence 8

7b. Arbuste ; sujets de 1-2 ans hauts jusqu'à 2 m ; indument constitué de poils étoilés et de poils courts et souples, épines longues de 1 cm, droites ou un peu courbées ; limbe 10-20 × jusqu'à 15 cm, diversement lobé, base inégale. Inflorescence en corymbe, compacte, ramifiée, paraissant terminale puis devenant latérale avec l'âge ; fleurs jusqu'à 50, pédoncule court, 2-4 cm ; corolle blanche, diamètre de 1,5-2 cm ; fruits globuleux, brun clair, diamètre de 1-1,5 cm (spontané) .. *S. torvum* Sw.

8a. Plante identique à 6a. mais épines présentes (consommé, non cultivé *) .... *S. anguivi* Lam. subsp. *anguivi* (Fig. 3)

* = l'espèce est propagée par les oiseaux.

8b. Arbuste ou herbe sub-ligneuse ; sujets de 1-2 ans hauts de 0,8-1 m ; indument constitué de poils simples, blancs et parfois de poils glanduleux, épines nombreuses longues de 1-2 cm ; limbe long et large de 10-20 cm, irrégulièrement lobé (lobes jusqu'à 2 cm). Inflorescence latérale, extra-axillaire ; pédoncule très court, 1 mm ; fleurs (1-)2(-4), verticales, diamètre de 4 mm ; fruits le plus souvent 2 par infrutescence, globuleux, marbrés de vert clair et de vert foncé (immatures) ou jaune-brun (mûrs), diamètre de 2-2,5 cm (spontané) .... *S. aculeatissimum* Jacq.

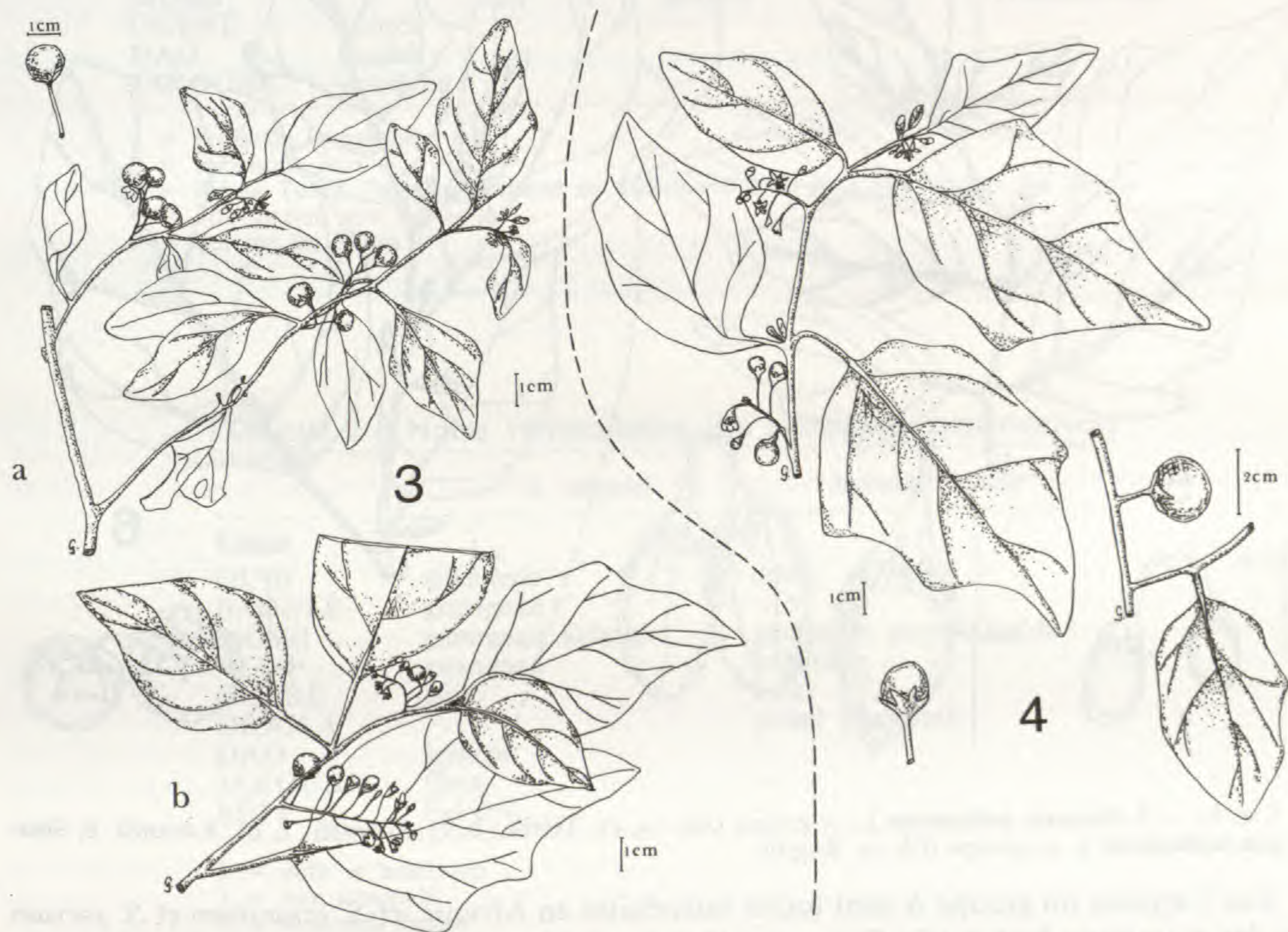


Fig. 3 et 4. — **3, Solanum anguivi** Lam. : a, plante âgée ; b, jeune plante. **4**, hybride possible entre **Solanum anguivi** Lam. et **S. aethiopicum** L., nommé " Dôteli " par les Oubi.

L'UTILISATION DES *SOLANUM SPP.* À TAÏ

Les espèces de *Solanum* de la clé précédente sont divisées en 3 groupes principaux :

A : les espèces sauvages, considérées comme des mauvaises herbes, qui ne sont même pas utilisées par la médecine locale (*S. aculeatissimum, S. erianthum, S. torvum*, Tableau 1) ;

B : les espèces non cultivées, mais qu'on récolte pour la consommation ou pour la médecine locale (*S. americanum, S. anguivi, S. anomalum*, Tableau 2) ;

C : les espèces cultivées et consommées régulièrement (*S. aethiopicum, S. macrocarpon*, Tableau 3).

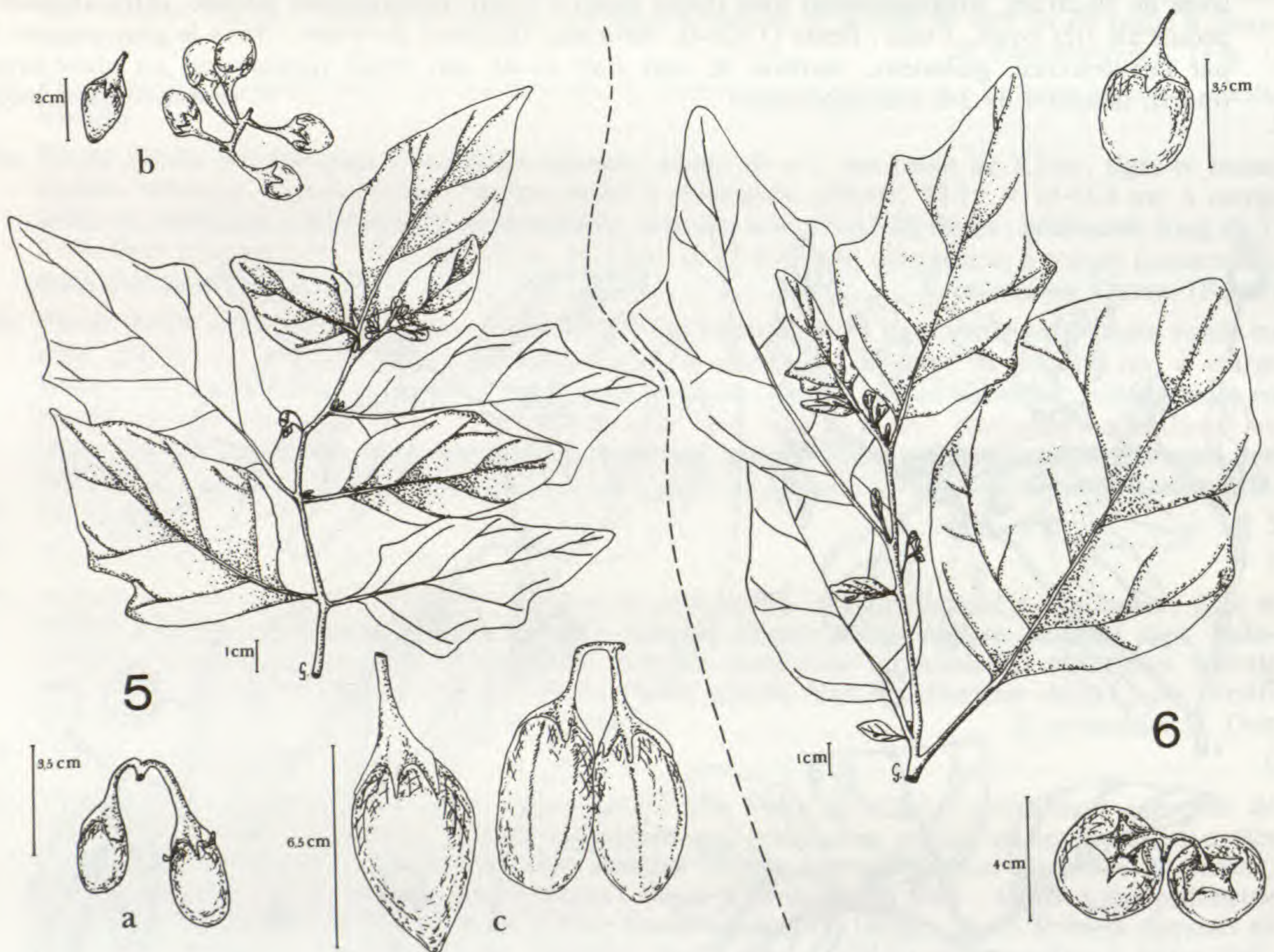


Fig. 5 et 6. — **5, Solanum aethiopicum** L. cv-groupe *Gilo* : a, cv. Téêtêli ; b, cv. Gidjetêli ; c, cv. Kwoutêli. **6, Solanum aethiopicum** L. cv-groupe *Gilo* cv. Brigjalé.

Les 3 espèces du groupe A sont toutes introduites en Afrique, et *S. erianthum* et *S. torvum* sont des mauvaises herbes très fréquentes (JAEGER & HEPPER, 1986). *S. aculeatissimum* et *S. torvum* sont par ailleurs utilisées comme remèdes dans plusieurs régions de l'Afrique occidentale (DALZIEL, 1936).

Les espèces du groupe B posent souvent des problèmes de détermination. *S. americanum* est très proche de *S. nigrum* et de *S. scabrum* (STEVELS, 1990), mais ces dernières n'ont pas (encore) été trouvées à Taï. *S. americanum* n'est généralement pas cultivé en Afrique (JAEGER & HEPPER, 1986 ; MENSINK, 1983).

TABLEAU 1 : Noms vernaculaires des aubergines sauvages.

Ethnie	*S. aculeatissimum*	*S. erianthum*	*S. torvum*
OUBI	gygeré [1]	dôtêli gujeni [2] ou kouteli	sékouteri [3]
BAOULÉ	jaoka n'drowa ou kangalè n'drowa	— [4]	koumossi [5]
MOSSI	—	jaunka	koumwô-onsè
GUÉRÉ	kouteli	—	
DAO	kouteli	—	
JAKOUBA	gouèk'ng	—	

1 = griffe de la panthère
2 = aubergine faux
3 = Sékou Touré, l'ancien président de Guinée; le nom peut être traduit par démon
4 = information non demandée
5 = qui tue les Mossi

TABLEAU 2 : Noms vernaculaires des aubergines non cultivées.

Ethnie	*S. anguivi*	hybride '*dòtêli*'
OUBI	télénjènjè [1]	dòtêli
BAOULÉ	gnangnan	— [2]
MOSSI	gnangnan kidessè	gnangnan gnonse/bedda [3]
AGNI	gnangnan	kolembo
GUÉRÉ	kaiki	kaiki
DIOULA	—	grand gnangnan
DAO	kpèkpè	—
JAKOUBA	fleng	—
BÉTÉ	bakièyè	—

1 = petit et beaucoup
2 = non demandé
3 = avec/sans épines

Ethnie	*S. anomalum*	*S. americanum*
OUBI	poulèplo [1]	douè
BAOULÉ	gnangnan sauvage	—
AGNI	faux gnangnan	—
GUÉRÉ	kouroubouai	—
DIOULA	gnangnan	—
DAO	poulèplo	—
JAKOUBA	sjlung	—
BÉTÉ	bakièyè	—

1 = cœur d'une putain (très amer)

Les espèces *S. anomalum* et *S. anguivi* sont souvent confondues, car elles poussent dans les mêmes milieux. Néanmoins elles sont bien distinguables, même par les ethnies (Tableau 1).

Les baies de *S. anomalum* sont parfois consommées par les vieilles femmes Oubi. Les jeunes les trouvent trop amères (plus que celles de *S. anguivi*) et le plus souvent arrachent les plants qui portent des baies. Celles de *S. anguivi* (cuites et pilées dans la sauce) ont la réputation d'être un remède contre le paludisme. Pour cette raison on les appelle parfois « Nivaquine » (un remède prophylactique du paludisme). La Nivaquine est en effet aussi amère que *S. anguivi.*

On considère *S. anguivi* comme proche de l'ancêtre sauvage de *S. aethiopicum* (groupe C), qu'on connaît seulement à l'état cultivé comme *S. macrocarpon* (LESTER & NIAKAN, 1986 ; JAEGER, 1985). En outre, *S. aethiopicum* est très polymorphe et dans LESTER et al. (1986) et LESTER (1986) il est proposé, conformément à l'ICNCP (International Code of Nomenclature for Cultivated Plants), d'y distinguer 4 cultivar-groupes. A Taï, on trouve seulement le cv-groupe *Gilo*, dont seuls les fruits (qui sont amers) sont consommés. Les 3 autres cv-groupes, *Kumba, Shum* et *Aculeatum*, ne diffèrent pas seulement par leur dispersion, mais aussi par leur pilosité, par l'utilisation des fruits (amers ou doux) ou encore par les feuilles ainsi que la forme et le diamètre des fruits.

Le cv-groupe *Gilo* possède une grande variation quant au nombre de fleurs et de fruits par inflorescence ainsi que par la dimension, la forme et la couleur des fruits.

Les paysannes de la région de Taï cultivent chacune leurs propres sélections de *S. aethiopicum* cv-groupe *Gilo* et les noms vernaculaires qui leur sont donnés sont nombreux : les Oubi distinguent les aubergines principalement par la forme, parfois aussi par la couleur. « Têlépô », par exemple, est un nom général pour des aubergines blanches (têlé, têli = aubergine, pô(hô) = blanc), Tableaux 2 et 3. A côté des noms généraux, il peut exister des noms encore plus précis pour les aubergines (CHAUVET, 1986) : les ethnies à Taï distinguent bien leurs aubergines en leur donnant des noms qui informent sur leur provenance.

Malgré l'interprétation de LESTER et al. (1986), selon laquelle la distinction des cultivars dans *S. aethiopicum* cv-groupe *Gilo* est sans intérêt, on peut cependant distinguer quelques cultivars traditionnels (non répertoriés) sous leur nom Oubi, ne serait-ce que pour donner une idée de la variation. La séparation principale est faite d'après les fruits, car ces plantes à l'état végétatif sont presque identiques. Malgré cette classification des cultivars il reste toujours des aubergines inclassables. Il est probable qu'elles appartiennent à un complexe d'hybrides et de cultivars qui sont maintenus par les paysannes.

Les cultivars Gidjetêli, Brigjalé et Gaoutêli sont trouvés un peu partout en Côte d'Ivoire ; le cultivar Gaoutêli est généralement connu sous le nom baoulé de « N'drowa ». Le cultivar « Issia » est développé à partir de « N'drowa » par le SODEFEL (Société de Développement des Fruits et Légumes) en Côte d'Ivoire.

LES CULTIVARS DE *S. AETHIOPICUM* CV-GROUPE *GILO*

A. CULTIVARS AUX FRUITS OVOÏDES

Feuilles de 6-9(-11) × 3-6 cm.

Les Oubi distinguent généralement 3 cultivars :

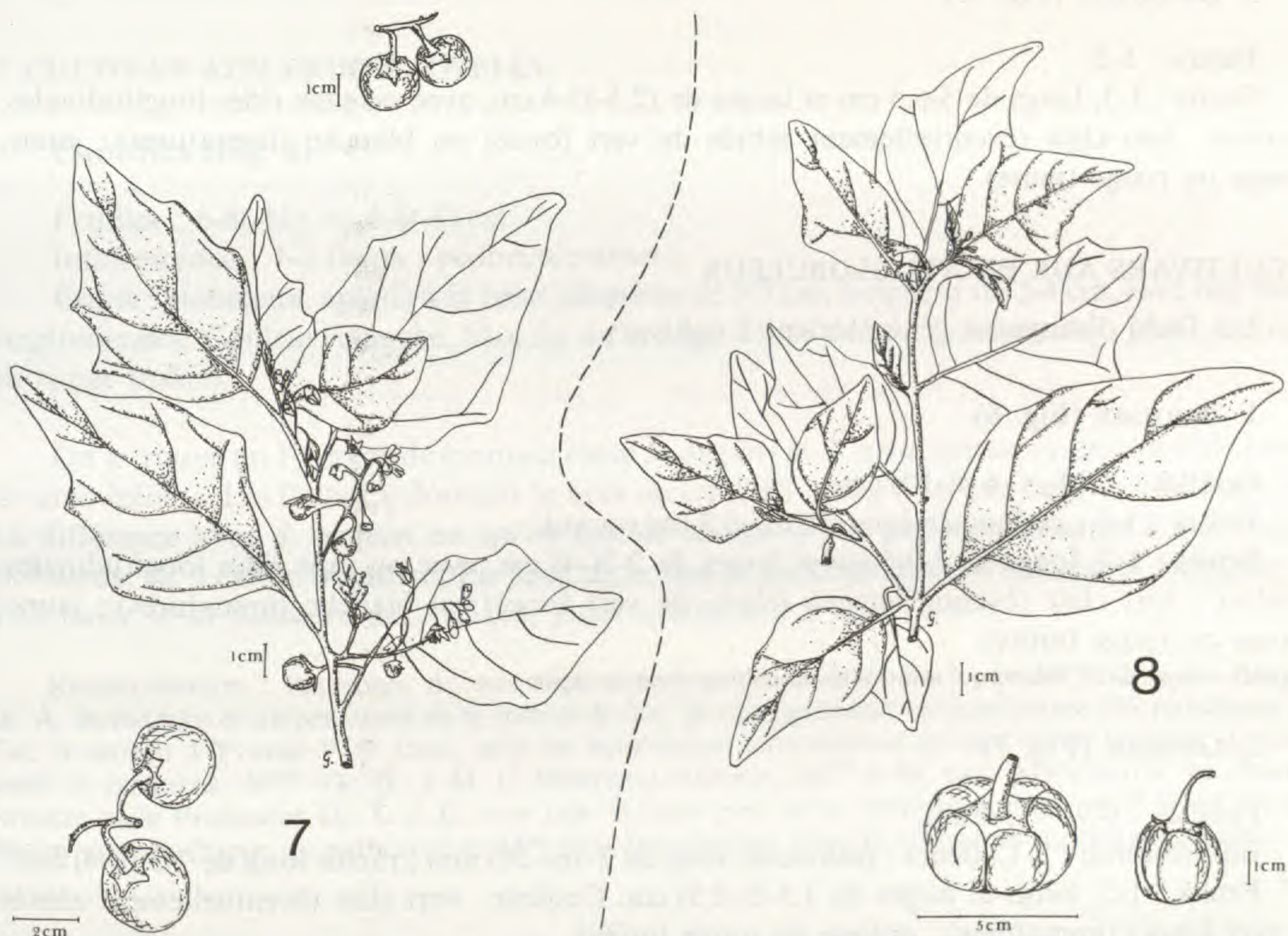


Fig. 7 et 8. — 7, **Solanum aethiopicum** L. cv-groupe *Gilo* cv. Gboèdjè. 8, **Solanum aethiopicum** L. cv-groupe *Gilo* cv. Gaoutêli.

1. GIDJETÊLI (Fig. 5*b*)

Fleurs : jusqu'à 8.

Fruits : (2-)3-5, longs de 2-2,5 cm et larges de 1,5(-2) cm, souvent terminés en pointe. Couleur : vert clair (éventuellement marbrée ou zébrée de vert foncé) ou blanche (immatures) ; jaune ou orange-rouge (mûrs).

2. TÉÊTÊLI (Fig. 5*a*)

Fleurs : 4-5.

Fruits : 1-2, longs de 3-3,5 cm et larges de 2-2,5 cm. Couleur : vert clair (éventuellement zébrée de vert foncé) ou blanche (immatures) ; orange, jaune ou rouge (mûrs).

(téê = le nom du pot dans lequel on buvait le bangui (vin de palme) aux champs).

3. KWOUTÊLI (Fig. 5*c*)

Fleurs : 1-3.

Fruits : 1-3, longs de 5-6,5 cm et larges de (2,5-)3-4 cm, avec ou sans rides longitudinales. Couleur : vert clair (éventuellement zébrée de vert foncé) ou blanche (immatures) ; jaune, orange ou rouge (mûrs).

B. CULTIVARS AUX FRUITS GLOBULEUX

Les Oubi distinguent généralement 2 cultivars :

1. BRIGJALÉ (Fig. 6)

Feuilles : 7-14 × 6-8(-10) cm.

Fleurs : 1-5 ; pédoncule long de 0,3-0,8 cm ou nul.

Fruits : 1-5, longs de 2-3,5 cm et larges de 2-3(-4) cm, avec ou sans rides longitudinales. Couleur : vert clair (éventuellement zébrée de vert foncé) ou blanche (immatures) ; jaune, orange ou rouge (mûrs).

Brigjalé = nom de la femme qui a introduit ce cultivar dans la région.

2. GBOÈDJÈ (Fig. 7)

Feuilles : 6-9 × 3-6 cm.

Inflorescence : 8-12 fleurs ; pédoncule long de 2-16(-20) mm ; rachis long de 2-3,5(-4) cm.

Fruits : 1-5, longs et larges de 1,5-2(-2,5) cm. Couleur : vert clair (éventuellement zébrée de vert foncé) (immatures) ; orange ou rouge (mûrs).

TABLEAU 3 : Noms vernaculaires des aubergines cultivées.

	S. aethiopicum cv-groupe *Gilo*						*S. macrocarpon*
	cvs. aux fruits ovoïdes			cvs. aux fruits globuleux		cvs. aux fruits côtelés	
Ethnie							
OUBI	gidjetêli ou boagyèrè	téêtêli	kwoutêli ou télipou	brigjalé	gboèdjè	gaoutêli	blanbokborro (violet), borropouhou (blanc), ouwiborro (ridé)
BAOULÉ	ngimba	—	—	—	—	n'drowa	mbakmoa
MOSSI	—	ampa	—	—	—	—	borloborro pili (violet) ou borloborro sabuuldi (blanc)
AGNI	kolombo	—	n'drowa	—	—	n'drowa	tropo, tropofoufouè (blanc)
JAKOUBA	plé seng	—	plé gatouèto	—	pli	plé pou	da
BÉTÉ	—	—	bliapo	—	bhapo	kpako	broko
DAO	bolangi	—	—	—	—	flé	tabouborro
GUÉRÉ	kaiki	—	flé	—	flé	flé	bouo
DIOULA	gjléongo	—	gjaro	—	gjaro	gjaro	kozzo

C. CULTIVAR AUX FRUITS CÔTELÉS

GAOUTÊLI (Fig. 8)

Feuilles : 6-8(-11) × 4-6(-8) cm.

Inflorescence : 1-2 fleurs ; pédoncule absent.

Fruits : globuleux, aplatis à la base, diamètre de 3-5 cm, longueur de 2-4 cm, avec des rides longitudinales. Couleur blanche, blanche ou orange zébrée de vert (immatures) ; jaune, orange ou rouge (mûrs).

On a trouvé un F1-hybride éventuel entre *S. anguivi* et *S. aethiopicum* cv-groupe *Gilo* (avec ou sans épines). Les Oubi lui donnent le nom de « Dôtêli » et il n'est pas cultivé, voir figure 4. La différence avec *S. anguivi* est qu'en bas de la tige il y a par infrutescence 1 à 2 fruits, globuleux, de 2 cm de diamètre. En haut de la tige se trouvent des infrutescences normales, à 5-15 baies, d'un diamètre de 1-1,5 cm, jaune-orangeâtre à rouge clair.

REMERCIEMENTS : Au cours de mes recherches j'ai bénéficié de l'aide de Mme IR. A. DE ROUW, IR. A. BUDELMAN et du personnel de la station de Taï. Je suis également reconnaissante aux paysannes de Taï, et surtout à Yvonne PAHI DJÉA, pour les nombreuses informations qu'elles m'ont fournies. Je tiens aussi à remercier Mme Dr. IR. J. M. C. WESTPHAL-STEVELS, Mme J. M. VAN MEDENBACH DE ROOY-RONKEL et le Professeur Dr. L. J. G. VAN DER MAESEN pour leurs précieux conseils, Mme F. M. BLOK-BOSCH pour la frappe du manuscrit et Mme VAN DUYVENDIJK pour la correction du texte français.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BURKILL, H., 1925. — *Solanum macrocarpon. Kew Bull.* 1925 : 333-341.

CHAUVET, M., 1986. — Taxonomy and nomenclature of cultivated plants : an ethnolinguistic approach. *In* VAN DER MAESEN, L. J. G. (ed.), *Acta Horticulturae* 182, Taxonomy of Cultivated Plants : 101-107.

DALZIEL, M. D., 1936. — *The Useful Plants of West Tropical Africa* : 432-435.

D'ARCY, W. G., 1973. — *Solanaceae* Studies 11 : typification of subdivisions of *Solanum. Ann. Missouri Bot. Gard.* 59 : 262-278.

DE KONING, J., 1970. — *Etude sur les plantes médicinales récoltées sur les marchés d'Abidjan.* Rapport de stage, Wageningen.

DE NAMUR, C., 1978. — *Grands traits de la reconstitution dans le Sud-Ouest Ivoirien.* Cahier ORSTOM.

DE ROUW, A. & VAN VLIET, L., 1979. — *La culture traditionnelle dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire : le système Oubi (région de Taï) confronté aux pratiques agricoles des Baoulés immigrés.* Abidjan.

DE ROUW, A., 1982. — *Solanumsoorten als vruchtgroenten (Espèces de Solanum comme légumes-fruits).* Rapport inédit, Dept. Agronomie Tropicale, Wageningen.

EDMONDS, J. M., 1979. — Biosystematics of *Solanum*, section *Solanum* (*Maurella*). *In* HAWKES, J. G., LESTER, R. N. & SHELDING, A. D. (ed.), *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, Londres.

GBILE, Z. O., 1979. — *Solanum* in Nigeria. *In* HAWKES, J. G. et al. (ed.), *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, Londres.

GRUBBEN, G., 1962. — *Rapport sur les cultures légumières et fruitières de la Côte d'Ivoire*. Abidjan.

HEINE, H., 1963. — *Solanaceae*. *In* HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., *Flora of West Tropical Africa*, vol. II : 325.

HEPPER, F. N., 1979. — On typifying Linnaean names of *Solanaceae*. *In* HAWKES, J. G. et al. (ed.), *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, Londres.

JAEGER, P. M. L., 1985. — *Systematic studies in the genus Solanum in Africa*. Ph. D. Thesis, University of Birmingham.

JAEGER, P. M. L. & HEPPER, F. N., 1986. — A review of the Genus *Solanum* in Africa. *In* D'ARCY, W. G., *Solanaceae : Biology and Systematics*. Columbia University Press, New York.

LESTER, R. N., 1986. — Taxonomy of Scarlet Eggplant. *Solanum aethiopicum* L. *In* VAN DER MAESEN, L. J. G. (ed.), *Acta Horticulturae* 182, *Taxonomy of Cultivated Plants* : 125-132.

LESTER, R. N., HAKIZA, J. J. H., STAVROPOULOS, N. & TEIXIERA, M. M., 1986. — Variation patterns in the African Scarlet Eggplant. *Solanum aethiopicum* L. *In* STYLES, B. T. (ed.), *Intraspecific classification of wild and cultivated plants, The Systematics Association* n° 29. Clarendon Press, Oxford : 283-307.

LESTER, R. N. & NIAKAN, L., 1986. — Origin and domestication of the Scarlet Eggplant, *S. aethiopicum* L. from *S. anguivi* Lam. *In* D'ARCY, W. G., *Solanaceae : Biology and Systematics*. Columbia University Press, New York.

MENSINK, J., 1983. — *Solanumsoorten als bladgroenten (Espèces de Solanum comme légumes-feuilles)*. Rapport inédit, Dept. Agronomie Tropicale, Wageningen.

STEVELS, J. C. M., 1990. — *Légumes traditionnels du Cameroun, une étude agro-botanique*. Wageningen Agricultural University Papers 90-1 : 225.

SYMON, D. E., 1981. — A revision of the genus *Solanum* in Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.* 4 : 1-367.

VAN DEN BURG, H. C., 1982. — *Taxonomie en gebruik van enkele Solanumsoorten in Cameroun (Taxonomie et utilisation de quelques espèces de Solanum au Cameroun)*. Rapport inédit, Dept. Phytotaxonomie, Wageningen.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, n[os] 3-4 : 293-295.

Novitates gabonenses 5 [1]. The identity of *Lingelsheimia longipedicellata* J. Léonard (*Euphorbiaceae*) from Gabon

F. J. Breteler

Summary : *Lingelsheimia longipedicellata* is a synonym of *Phyllanthus diandrus*, a species with a rather narrow distribution in western Central Africa. The genus *Lingelsheimia* remains monotypic.

Résumé : *Lingelsheimia longipedicellata* est un synonyme de *Phyllanthus diandrus*, une espèce avec une distribution assez étroite dans la partie occidentale de l'Afrique centrale. Le genre *Lingelsheimia* reste monotypique.

F. J. Breteler, Herbarium Vadense, Postbus 8010, 6700 ED Wageningen, The Netherlands.

In a list of plant identifications from the Kew herbarium dated 7-7-88 dealing with plants from Cameroun, *Bos 6661* was referred to *Lingelsheimia longipedicellata* J. Léonard. Shortly before and quite independently I had identified the same collection as *Phyllanthus diandrus* Pax, using Hutchinson's treatment of the *Euphorbiaceae* in the Flora of Tropical Africa. A re-examination of *Bos 6661* and comparison of it with additional and richer material of undoubtedly the same species from Gabon led to the conclusion that *Bos 6661* indeed represents *Phyllanthus diandrus*, i.e. fits Pax's (1903) and Hutchinson's (1912) description of the species. How could this material be identified as belonging in *Lingelsheimia* Pax, a genus with many more than 2 stamens in the male flowers and with a completely different disc ?

Léonard published *Lingelsheimia longipedicellata* in 1962 in a paper dealing with the generic limits between this genus and *Drypetes* Vahl. He based his new species on *Thollon 82*, a specimen from Gabon with fruits only. Examination of this material at Brussels and Paris showed that, apart from its long female pedicels, its vegetative as well as its fruit characters are indeed very much alike those of *Lingelsheimia frutescens* Pax, so far the only true *Lingelsheimia* species. So Léonard's conclusion that *Thollon 82* represented a second species of this genus is very reasonable, but his conclusion may have been influenced by Hutchinson's identification label on *Thollon 82* reading : " *Lingelsheimia sp.* Pax ? ". Comparison of it with material of *Phyllanthus diandrus* including the isotype at Kew leaves but one conclusion that *Lingelsheimia longipedicellata* is a synonym of *Phyllanthus diandrus*. As a consequence the genus *Lingelsheimia* remains monotypic.

This leads to the following synonymy :

1. Novitates gabonenses is a series of publications disseminating various botanical observations from Gabon, emanating from the cooperation between the Herbier National du Gabon (LBV) and the Herbarium Vadense (WAG).

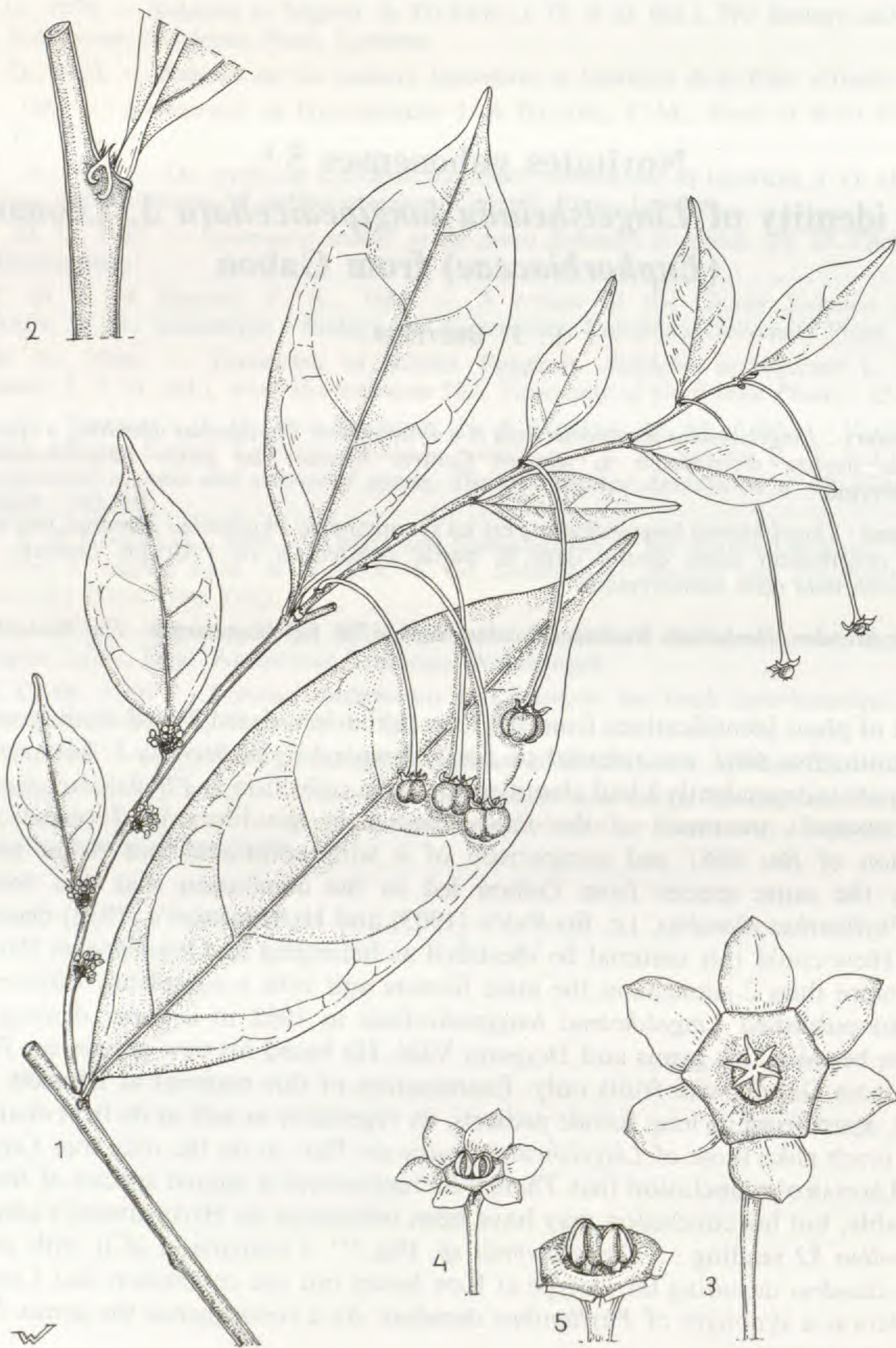


Fig. 1. — **Phyllanthus diandrus** Pax : **1**, branch with glomerules of male and single female flowers × 2/3 ; **2**, leaf axil with stipule × 4 ; **3**, female flower × 6 ; **4**, male flower × 6 ; **5**, central part of male flower × 12. (1, 3, *Louis et al. 954* ; 2, *Arends et al. 376* ; 4-5, *Louis et al. 604*). Drawn by W. Wessel-Brand.

Phyllanthus diandrus Pax. — Fig. 1, 2.

Bot. Jahrb. Syst. 33 : 276 (1904) ; HUTCHINSON, *in* THISTELTON-DYER, F.T.A. VI-sect. 1, part IV : 732 (1912).
— *Lingelsheimia longipedicellata* J. LÉONARD, Bull. Plant. Bruss. 32 : 515 (1962), *syn. nov.*

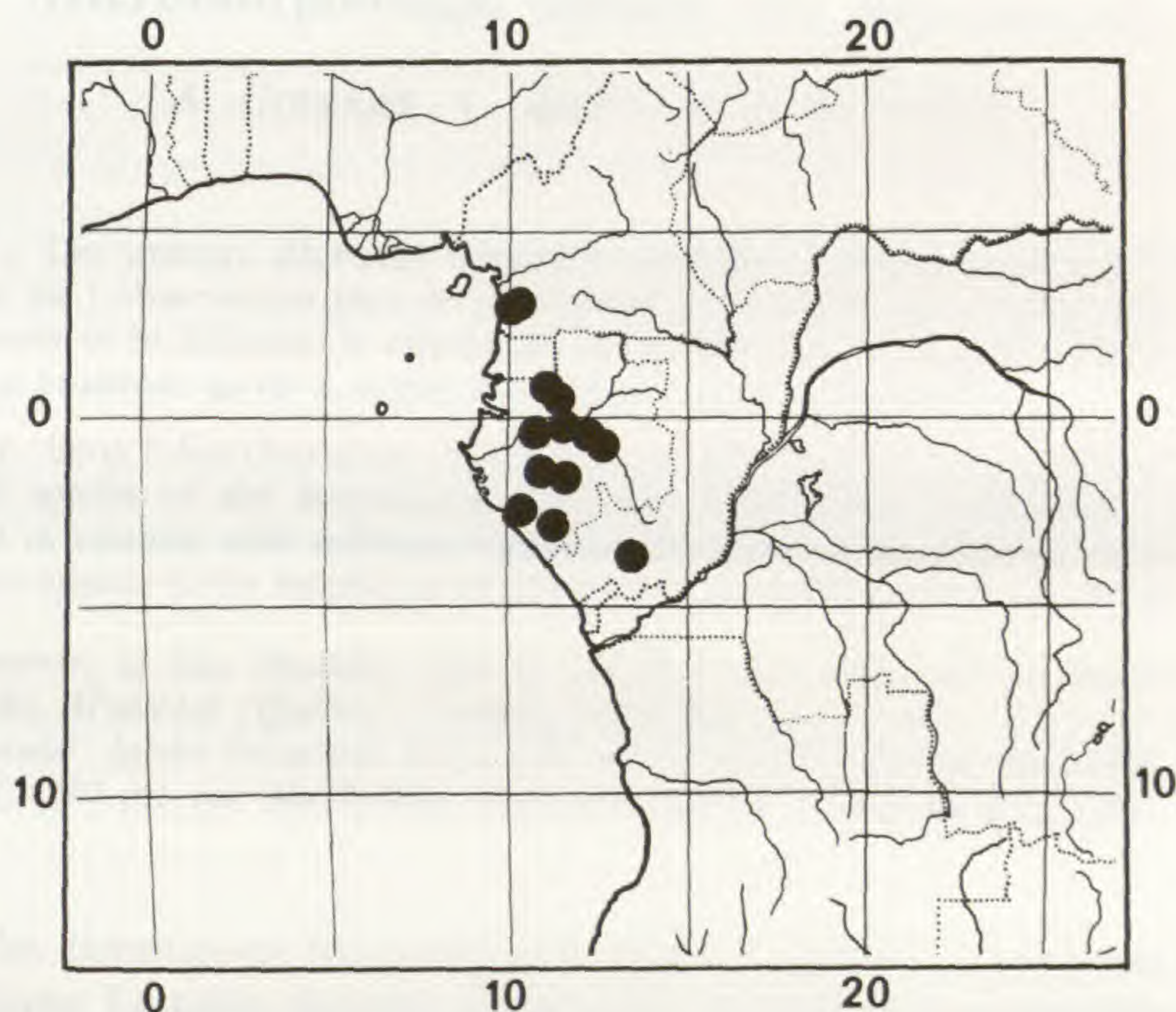


Fig. 2. — Distribution of **Phyllanthus diandrus** Pax.

SPECIMENS EXAMINED. — CAMEROUN : km 20 Kribi-Lolodorf, *Bos 6661* (K, WAG) ; Bipindi, *Zenker 2400a* (type, holo-, B, *delet.* ; lecto-, K), *2998* (BM, BR, K). — GABON : Waka, 32 km S.E. of Sindara, *Arends et al. 376* (LBV, WAG) ; 35 km E.S.E. of Medouneu, *Bos et al. 10508* (LBV, WAG) ; km 13 Tchibanga-Ndendé, *J. J. de Wilde et al. 734* (LBV, WAG) ; 34 km N.W. of Doussala, *J. J. de Wilde et al. 9055* (LBV, WAG) ; Lastoursville, *Le Testu 8511* (BR) ; near Achouka, Lopé Res., *Louis et al. 604* (LBV, WAG) ; Massif du Chaillu, 20-30 km N.E. of Mimongo, *Louis et al. 954* (LBV, WAG) ; Waka, 32 km S.E. of Sindara, *Louis et al. 1228* (LBV, WAG) ; Oveng, *Reitsma et al. 924, 2969* (LBV, WAG) ; Lopé Res., *Reitsma et al. 2617* (LBV, WAG) ; Ndjolé, *Thollon 82* (type of *Lingelsheimia longipedicellata*, holo-, P ; iso-, BR) ; *s. loc., Abbé Walker s.n.* (BR) ; 50 km S. of confluent Ogooué-Ivindo, *Wilks 748* (LBV, WAG) ; Waka, 32 km S.E. of Sindara, *Wilks 1217a* (LBV, WAG). — CONGO : Sibiti, near village Mayéyé, *Bouquet & Sita 2241* (BR).

Phyllanthus diandrus seems to be restricted to western Central Africa where it is apparently most common in Gabon (see Fig. 2). The species is illustrated (Fig. 1) to help to avoid further confusion.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 297-335.

Micromorphologie foliaire des *Begoniaceae*

A. Cuerrier, L. Brouillet & D. Barabé

Résumé : Les auteurs décrivent soixante caractères foliaires (trichomes, cristaux, sclérites, stomates, etc.) observés sur plus de 120 espèces de la famille des *Begoniaceae*, dont *Hillebrandia sandwicensis*, et en discutent la répartition au sein des sections du genre *Begonia*. Plusieurs de ces caractères pourront servir à établir les relations au sein du groupe.

Summary : Sixty foliar characters (trichomes, crystals, sclereids, stomata, etc.) observed on more than 120 species of the *Begoniaceae*, including *Hillebrandia sandwicensis*, are described and discussed in relation with sectional classification within genus *Begonia*. Many of the observed characters appear to be helpful in establishing relationships within the group.

Alain Cuerrier et Luc Brouillet, Institut botanique de l'Université de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec), Canada, H1X 2B2.
Denis Barabé, Jardin botanique de la Ville de Montréal et Institut botanique de l'Université de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec), Canada, H1X 2B2.

La famille des *Begoniaceae* comprend trois genres : *Begonia*, *Symbegonia* et *Hillebrandia*, qui est monotypique. Le genre *Begonia* compte près de 1000 espèces réparties en quelques 40 à 80 genres ou sections selon les auteurs consultés (par exemple, 41 genres chez Klotzsch, 1855 ; 69 et 71 sections respectivement chez de Candolle, 1859 et 1864 ; 62 chez Warburg, 1894 ; 64 chez Irmscher, 1925 ; 78 chez Barkley, 1972 ; 81 chez Baranov & Barkley, 1974). La classification de de Candolle (1864) repose sur les critères utilisés par Klotzsch (1855), parmi lesquels figurent, en ordre croissant d'importance, le nombre de pièces périanthaires, le degré de soudure des filets staminaux, la forme des anthères et leur type de déhiscence, le nombre de loges ovariennes et de styles, la persistance du style sur la capsule, le type de style et de papilles stigmatiques, le type de placenta et le mode de déhiscence de la capsule. Auparavant, Lindley (1846) avait aussi accordé une grande importance à la diversité des types de placenta. Après avoir délimité les sections à l'aide des caractères floraux, de Candolle (1859, 1864) constate que chacune d'elles groupe des espèces d'un même continent, quand ce n'est pas d'une région restreinte au sein de celui-ci. Soulignons encore que chez de Candolle (1859, p. 21) les groupes des *Begoniaceae* « se composent chacun d'espèces qui sont bien effectivement voisines les unes des autres, soit pour les caractères, soit pour le port, soit pour l'origine. » Plus loin, il ajoute (p. 21) : « Jusqu'à la fin de mon travail, j'ai été obligé d'ouvrir l'ovaire ou la capsule pour classer une espèce. » Ceci indique l'importance qu'il accorde aux types de placenta dans la classification des *Begoniaceae*. Depuis, celle-ci a peu changé et les caractères utilisés restent d'ordre floral.

Bien que les structures foliaires des *Begoniaceae* présentent une grande diversité, elles ont été peu utilisées dans les classifications récentes de la famille et les descriptions de sections ou d'espèces nouvelles (HALLÉ, 1972 ; BURT-UTLEY, 1984, 1985, 1986 ; DE WILDE & ARENDS, 1979, 1980 ; HAGMAN & DE WILDE, 1983 ; REITSMA, 1983). Or, ces structures peuvent être utiles pour la classification des *Begoniaceae* (FELLERER, 1892 ; CUERRIER et al., 1990, 1991). Depuis quelques décennies, les caractères de la feuille sont de plus en plus utilisés en taxonomie suite aux travaux de STACE (1965, 1966, 1984), HICKEY (1973), HICKEY & WOLFE (1975), DILCHER (1974), HILL (1980) et CUTLER (1984). Les publications récentes de LEVIN (1986*a*, 1986*b*, 1986*c*), WILDER (1985*a*, 1985*b*, 1985*c*, 1985*d*), MOREAU (1984), ABU-ASAB & CANTINO (1987) et WILKINSON (1989) illustrent cette approche.

Dans la présente étude, nous décrivons et illustrons différents caractères de la micromorphologie foliaire observés sur plus de cent espèces des genres *Begonia* et *Hillebrandia*. Certaines structures décrites dans ce travail n'ont pas encore été rapportées pour les *Begoniaceae*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données de la micromorphologie foliaire ont été compilées à partir de 126 espèces du genre *Begonia* et de l'*Hillebrandia sandwicensis*, cultivés dans les serres du Jardin botanique de la Ville de Montréal. Trente-quatre sections du genre *Begonia* sont représentées dans l'étude. A cause du matériel disponible, notre échantillonnage se limite à un individu par espèce, rarement deux. Outre le terme « espèce », nous avons utilisé l'expression « unité taxonomique opérationnelle (UTO) » pour préciser un groupe d'individus.

Cinquante-six caractères qualitatifs et quatre caractères quantitatifs furent notés (Tableau 1). La détermination des sections et des continents d'origine se base sur les publications de BARKLEY (1972) et de BARKLEY & GOLDING (1974), et la synonymie sur celle de SMITH et al. (1986).

Pour observer les caractères, nous avons utilisé différentes méthodes. Toutes les observations et les manipulations ont été faites sur du matériel frais et sur des feuilles matures.

1. LAMBEAU ÉPIDERMIQUE : prélèvement de lambeaux d'épiderme entre des nervures secondaires de la partie médiane du limbe pour observation en microscopie optique.

2. RÉPLIQUE : application de verni à ongle sur l'épiderme de feuilles fraîchement coupées situé dans la même zone que ci-dessus, et prélèvement de la pellicule formée après l'évaporation du solvant.

3. COUPES À MAIN LEVÉE : coupe transversale du pétiole et du limbe ; coupe longitudinale du pétiole ; pratiquées à l'aide d'une lame de rasoir.

4. ECLAIRCISSEMENT : des portions marginales et médianes de feuilles ont été éclaircies par la méthode suivante : Tout d'abord, les morceaux de feuille séjournent dans l'éthanol 70 °/₀, puis 80 °/₀, pour éliminer la chlorophylle. Ceux-ci sont ensuite réhydratés pour être transférés dans une solution de NaOH 5 °/₀. L'éclaircissement proprement dit nécessite plusieurs jours, au cours desquels les bains légèrement chauffés de NaOH sont changés régulièrement. Suivent une déshydratation dans une série ascendante de bains d'éthanol (30 à 95 °/₀) et une coloration à la safranine 1 °/₀ dans de l'éthanol 95 °/₀ durant plus de 4 heures. Plusieurs bains d'éthanol 100 °/₀ permettent de décolorer les tissus non-lignifiés. Après un trempage dans un bain de xylène-éthanol (1 : 1), suivi de deux bains de xylène, les portions de feuille sont montées entre lame et lamelle dans une résine synthétique (Microkitt). Soulignons que sur les portions éclaircies, les occlusions foncées sont des polyphénols condensés et que la sinuosité des nervures est un artefact dû à un chauffage parfois trop prononcé.

Les caractères quantitatifs ont été mesurés à l'aide d'un oculaire millimétrique installé sur un microscope optique. Chaque valeur est une moyenne de cinquante mesures prises à partir de lambeaux épidermiques. Egalement, cent stomates ou plages, selon le cas, ont été observés pour déterminer le nombre de stomates par plage et le nombre de cellules annexes. La photo-microscopie a été réalisée à l'aide d'un Vario-Orthomat 2 installé sur un microscope Orthoplan de Leitz.

DESCRIPTIONS DES CARACTÈRES ET DISCUSSION

Nous avons précisé la face foliaire sur laquelle la structure se trouve seulement lorsque c'était pertinent. Tous les caractères sont binaires (c'est-à-dire à deux états, par exemple présence ou absence, ou collenchyme triangulaire *viz.* rectangulaire) sauf lorsque spécifié autrement.

Certains caractères observés n'ont pas été décrits plus bas. Il s'agit des trichomes unicellulaires notés chez le *Begonia lobulata*, des trichomes échinoïdes chez le *Begonia oxyphylla* (voir planche II, Fig. 4 de FELLERER, 1892 ; Fig. 159, *B* de METCALFE & CHALK, 1950 ; Fig. 46, *D* de WARBURG, 1894 ; Fig. 88, *B* de SOLEREDER, 1899 et Fig. 256, *D* de IRMSCHER, 1925) et des émergences étranglées chez le *Begonia violifolia* (voir planche II, Fig. 3 de FELLERER, 1892 ; Fig. 46, *C* de WARBURG, 1894 et Fig. 256, *C* de IRMSCHER, 1925).

1. TYPE DE FEUILLE.

Nous avons utilisé les définitions de HILL (1980) pour déterminer le type de feuille. Dans le tableau 1, la nervation palmée est notée 0 et la nervation pennée, 1.

— *Feuille palmée (actinodrome)* : feuille à plusieurs nervures principales irradiant d'un même point d'origine (BROUILLET et al. 1987, Fig. 2, 3, 5, 6). Les feuilles palmatiséquées sont considérées comme des feuilles actinodromes ayant subi durant leur ontogénèse une extrême division des lobes foliaires. Egalement, les quelques cas de feuille peltée ont été groupés sous cet état de caractère, auquel ils semblent appartenir.

— *Feuille pennée (craspédodrome simple)* : feuille à une seule nervure principale à partir de laquelle partent les nervures secondaires (BROUILLET et al. 1987, Fig. 1, 4).

2. PROÉMINENCE DES NERVURES SECONDAIRES.

Ce caractère, observé à l'aide de coupes transversales de portions médianes de feuille, comprend quatre états : (1) nervures secondaires non proéminentes, (2) nervures secondaires proéminentes du côté abaxial, (3) nervures secondaires proéminentes du côté adaxial et (4) nervures secondaires proéminentes à la fois des deux côtés. RUDALL (1986) discute ce caractère pour le genre *Hyptis* de la famille des *Lamiaceae*. WU & CUTLER (1985) et RUDALL (1983) soulignent l'importance des différentes formes de fibres marginales et de marges foliaires observées en coupe transversale.

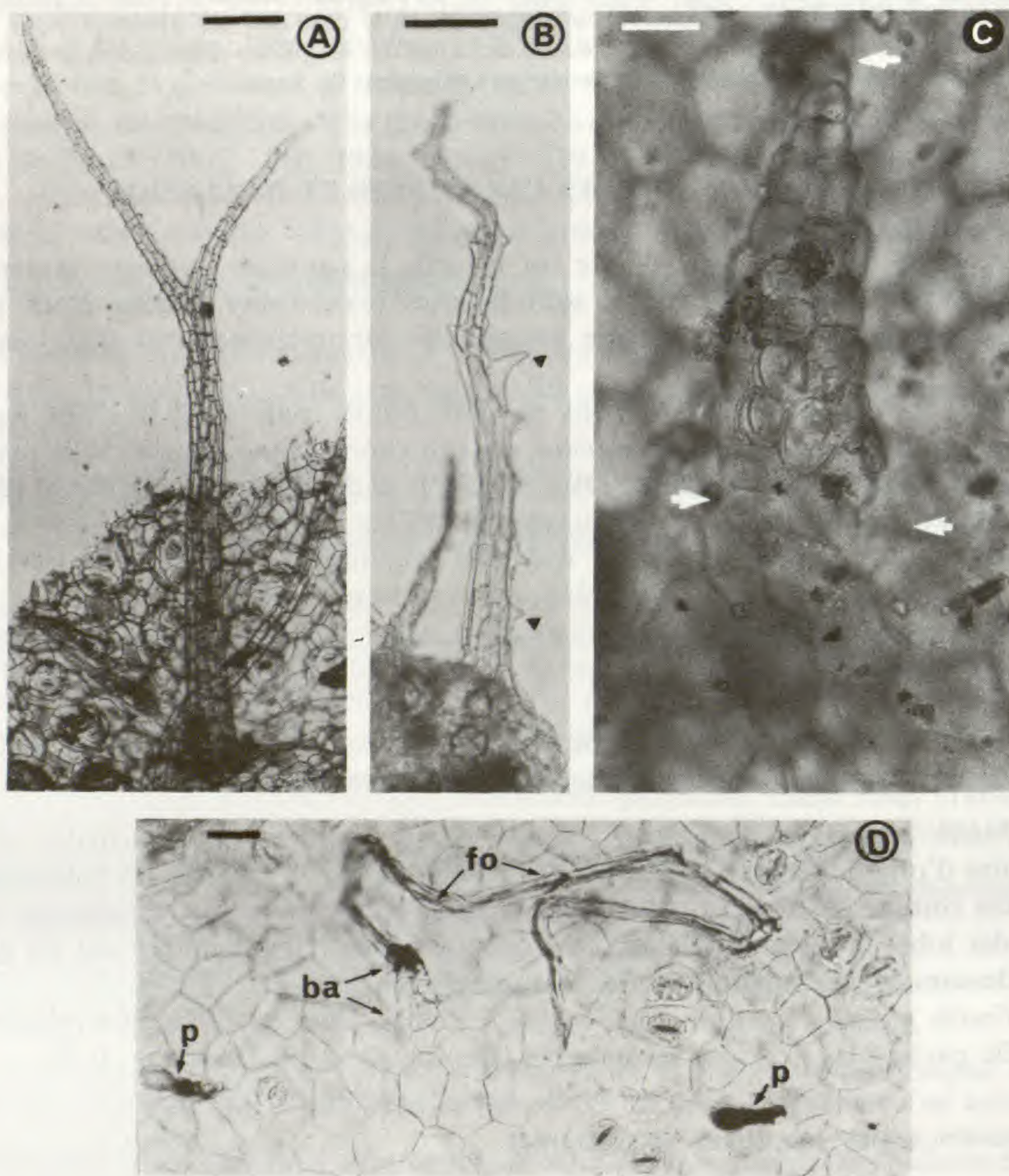


Fig. 1. — **A**, **Begonia scharffii**, émergence ramifiée. — **B**, **B. egregia**, émergence à cellules évaginées (pointes). — **C**, **B. nepalensis**, émergence conique (les flèches indiquent la base et le sommet). — **D**, **B. pruinata**, trichome roux avec une base distincte (ba) et un long fouet (fo) avec poils glandulaires cruciformes (p) et stomates simples ou en paires. Etalons : photo A, 0,2 mm ; photos B à D, 0,05 mm.

3. Emergences.

Il s'agit d'évaginations plurisériées de l'épiderme et des tissus sous-jacents. Les cellules entourant les émergences sont peu ou pas modifiées. On observe des émergences autant à la marge des feuilles que sur l'épiderme adaxial ou abaxial. En général assez longues, elles peuvent

présenter une cuticule ornementée et des cellules forment parfois un angle par rapport à leur axe. Ces structures sont illustrées en partie dans FELLERER (1892, planche II, Fig. 1 ; planche III, Fig. 14), WARBURG (1894, Fig. 46, *H*) et IRMSCHER (1925, Fig. 256, *H*) ou en entier dans SOLEREDER (1899, Fig. 88, *A*), METCALFE & CHALK (1950, Fig. 159, *A*), BOGHDAN & BARKLEY (1969, Fig. 1), GONÇALVES COSTA (1971, Fig. 8, 25) et BROUILLET et al. (1987, Fig. 48, 52, 53). Chez certaines espèces, les émergences se ramifient en deux à cinq bras. De plus, les émergences peuvent porter des poils glandulaires courts, tels que mentionnés par HABERLANDT (1965) et observés chez plusieurs de nos espèces. Ce qui prouve qu'il s'agirait d'évaginations des premières assises de l'épiderme, comme le suggèrent BOGHDAN & BARKLEY (1969), plutôt que de structures spécialisées où la présence de ces poils serait invraisemblable. Les trois états sont : (1) l'absence d'émergences ; (2) la présence d'émergences simples (non-ramifiées) (Fig. 1, *B* ; 11, *C*) ; (3) la présence d'émergences ramifiées (Fig. 1, *A*). Les espèces ayant les deux types d'émergences ont été caractérisées par le troisième état.

4. EMERGENCES À CELLULES ÉVAGINÉES.

A l'apex des émergences ou parfois tout au long de celles-ci, des cellules montrent des protubérances plus ou moins fortes qui forment un angle avec l'axe des émergences (Fig. 1, *B*).

5. EMERGENCES CONIQUES.

Les émergences sont courtes et souvent recourbées (Fig. 1, *C*). De plus, les cellules ont tendance à former un angle par rapport à l'axe des émergences. Il ne s'agit pas comme ci-dessus d'une partie de la cellule qui s'allonge vers l'extérieur mais de la cellule même qui semble sortir des émergences.

6. TRICHOMES ROUX SIMPLES.

Illustré dans FELLERER (1892, planche II, Fig. 5, 6 et 7), WARBURG (1894, Fig. 46, *A*), SOLEREDER (1899, Fig. 88, *A*), IRMSCHER (1925, Fig. 256, *A*), METCALFE & CHALK (1950, Fig. 159, *D*) et BOGHDAN & BARKLEY (1969, Fig. 2), ce type de trichome est mentionné dans METCALFE & CHALK (1979). Une grande variabilité dans la longueur de la partie rousse, le fouet, est présente parmi les espèces étudiées. Le fouet est biréfringent, comme les trichomes lépido-étoilés qui possèdent des cellules similaires. Chez certaines espèces, ils sont groupés (probablement les « tufted hairs » de METCALFE & CHALK, 1950). Dans ce cas, ils ne possèdent pas de cellules podales et ne se rencontrent que sous la forme de longs fouets. Quatre états sont retenus : (1) absence de trichomes ; (2) trichomes à cellules podales (Fig. 1, *D* ; 2, *A*) ; (3) uniquement un long fouet (Fig. 2, *B*) ; (4) trichomes groupés (Fig. 2, *C*).

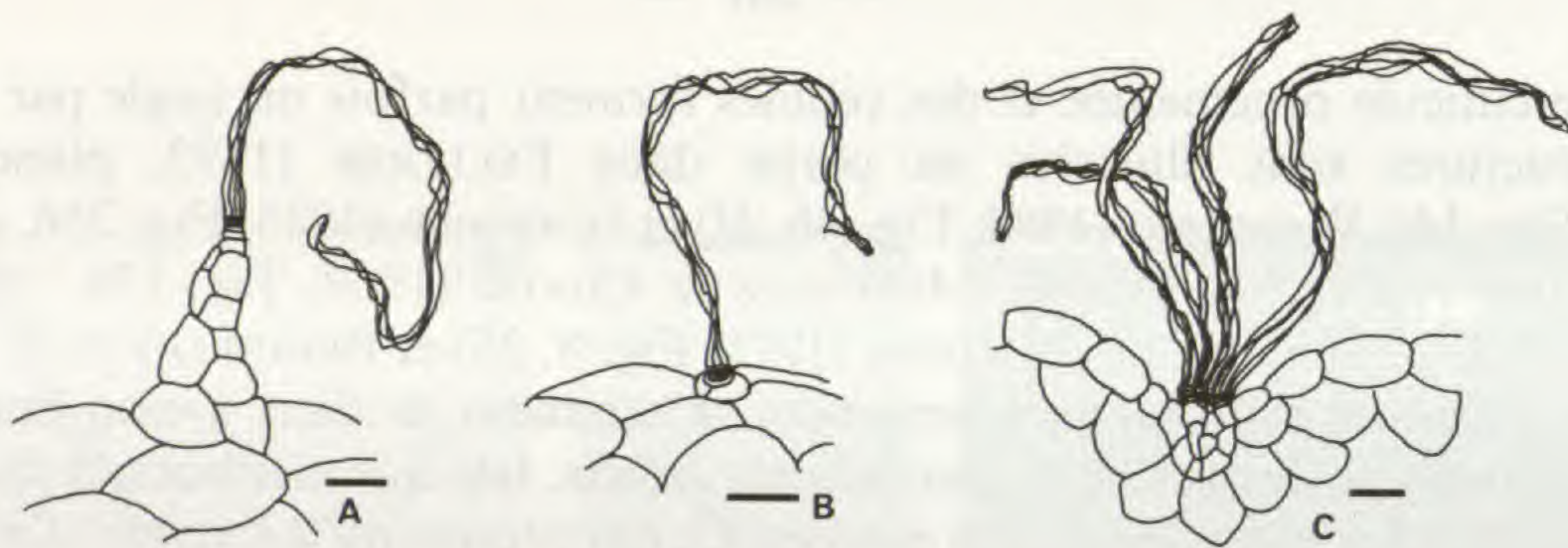


Fig. 2. — Trois types du trichome roux : **A**, **Begonia gehrtii**, à plusieurs cellules podales, trichome isolé. — **B**, **B. conchifolia**, sans cellules podales, trichome isolé. — **C**, **B. venosa**, sans cellules podales, trichomes groupés dans un creux. Etalons : dessin A, 0,02 mm ; dessins B et C, 0,05 mm.

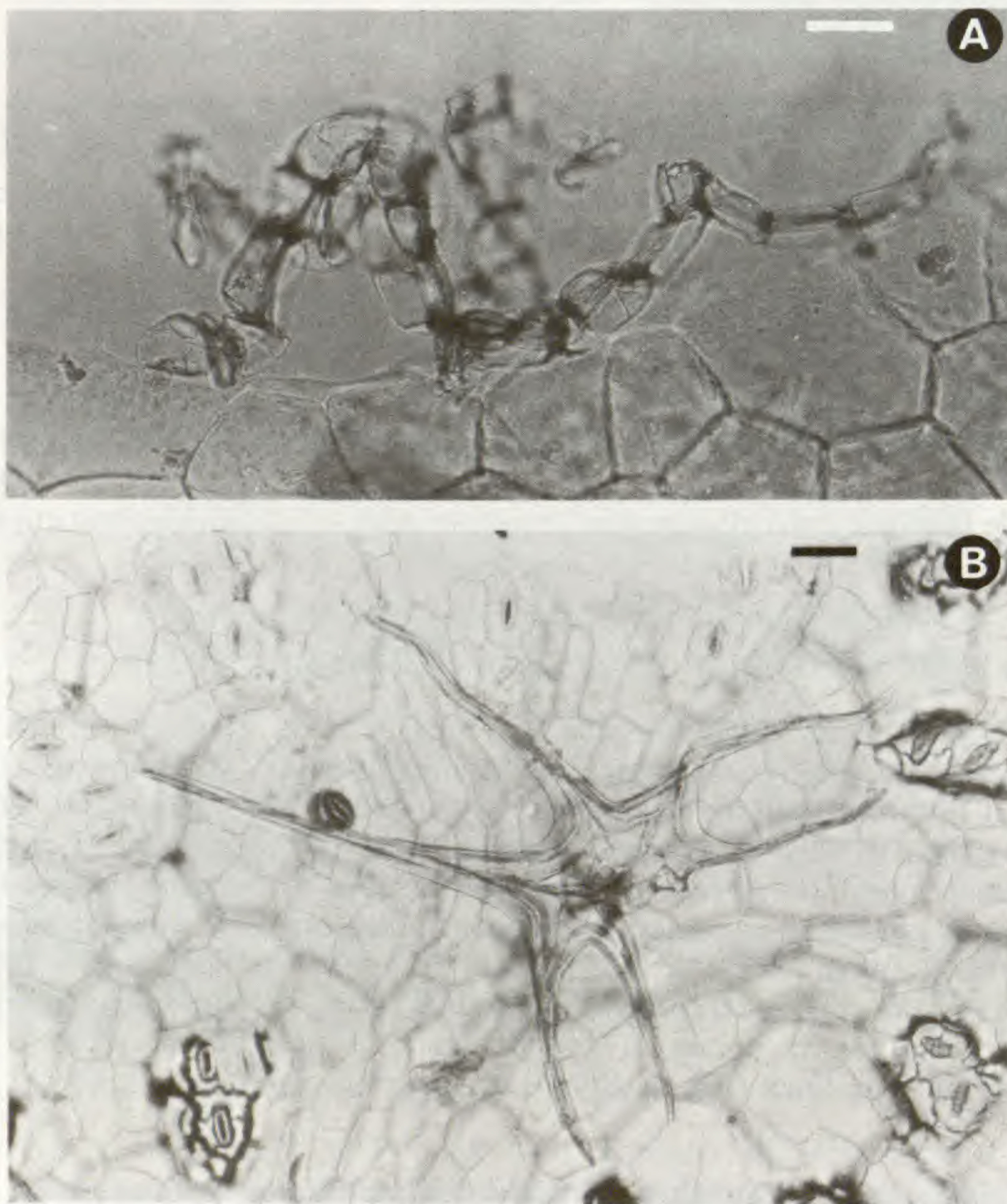


Fig. 3. — **A**, **Begonia andina**, trichome ramifié. — **B**, **B. mannii**, trichome lépido-étoilé. Etalons : photos A et B, 0,05 mm.

7. Trichomes ramifiés.

Peu répandus, ces trichomes ressemblent au type lépido-étoilé (Fig. 3, *B*). De couleur rousse, ils sont peu ou pas peltés (Fig. 3, *A*) et leurs bras sont nettement plus distincts que dans les trichomes lépido-étoilés. Ce type de trichome pourrait former un stade intermédiaire entre les trichomes roux groupés (Fig. 2, *C*) et les trichomes lépido-étoilés (Fig. 3, *B*). Etant donné que leur développement n'est pas connu, nous avons préféré dissocier ces types de trichome pour en faire des caractères indépendants.

8. Trichomes lépido-étoilés.

Metcalfe & Chalk (1979) signalent la présence chez les *Begoniaceae* de trichomes étoilés non glandulaires ainsi que d'écailles peltées, quoique ces dernières soient rapportées comme toujours glandulaires. Il s'agit probablement de ce type de trichome retrouvé uniquement dans notre échantillonnage chez les espèces de la section africaine *Tetraphila* (de Wilde & Arends, 1979, Fig. 1, *19* ; Hagman & de Wilde, 1983, Fig. 1, *6, 7*, Fig. 2, *2, 14* ; Reitsma, 1983, Fig. 1, *7*, Fig. 2, *7* ; Boghdan & Barkley, 1969, Fig. 3). Ces trichomes peltés non glandulaires sont multicellulaires mais les parois cellulaires sont difficiles à distinguer (Fig. 3, *B*). En lumière polarisée, ces trichomes, légèrement translucides à l'ordinaire, deviennent biréfringents.

9. Poils glandulaires longs.

Ce type de poil a été observé chez le *B. mollicaulis* et le *B. johnstonii*. Le *B. engleri* (non inclus dans ce travail) le porte aussi (*obs. pers.*). Le pédicelle unisérié est formé de larges cellules translucides ; la cellule basale est souvent plus petite que la suivante (Fig. 4, *A*). La tête sécrétrice, en forme de rosette et tronquée chez le *B. johnstonii* (Fig. 4, *B, C*), est hémisphérique chez le *B. mollicaulis* (Fig. 4, *A*). Les cellules de la tête sont petites par rapport à celles du pédicelle et se distinguent par leur cytoplasme dense et leur noyau évident. Les glandes sétiformes mentionnées par Hallé (1972) pour le *B. minutifolia* semblent appartenir à ce type bien qu'aucune illustration ne vienne le confirmer. D'autre part, Boghdan & Barkley (1969, Fig. 6) l'illustrent chez le *B. franconis*. Souvent, ces poils glandulaires forment des paires avec les poils glandulaires courts (Fig. 4, *A*).

Poils glandulaires courts.

Ne connaissant pas leur mode de développement, nous avons préféré séparer les divers types de poils glandulaires courts pour en faire plusieurs caractères indépendants. Le type 11 ne semble être qu'une transformation du type 10 et le type 12 une transformation du type 13 dont la tête se serait courbée durant le développement. Notons que les cellules de l'épiderme autour de ces poils sont fréquemment disposées de façon radiale.

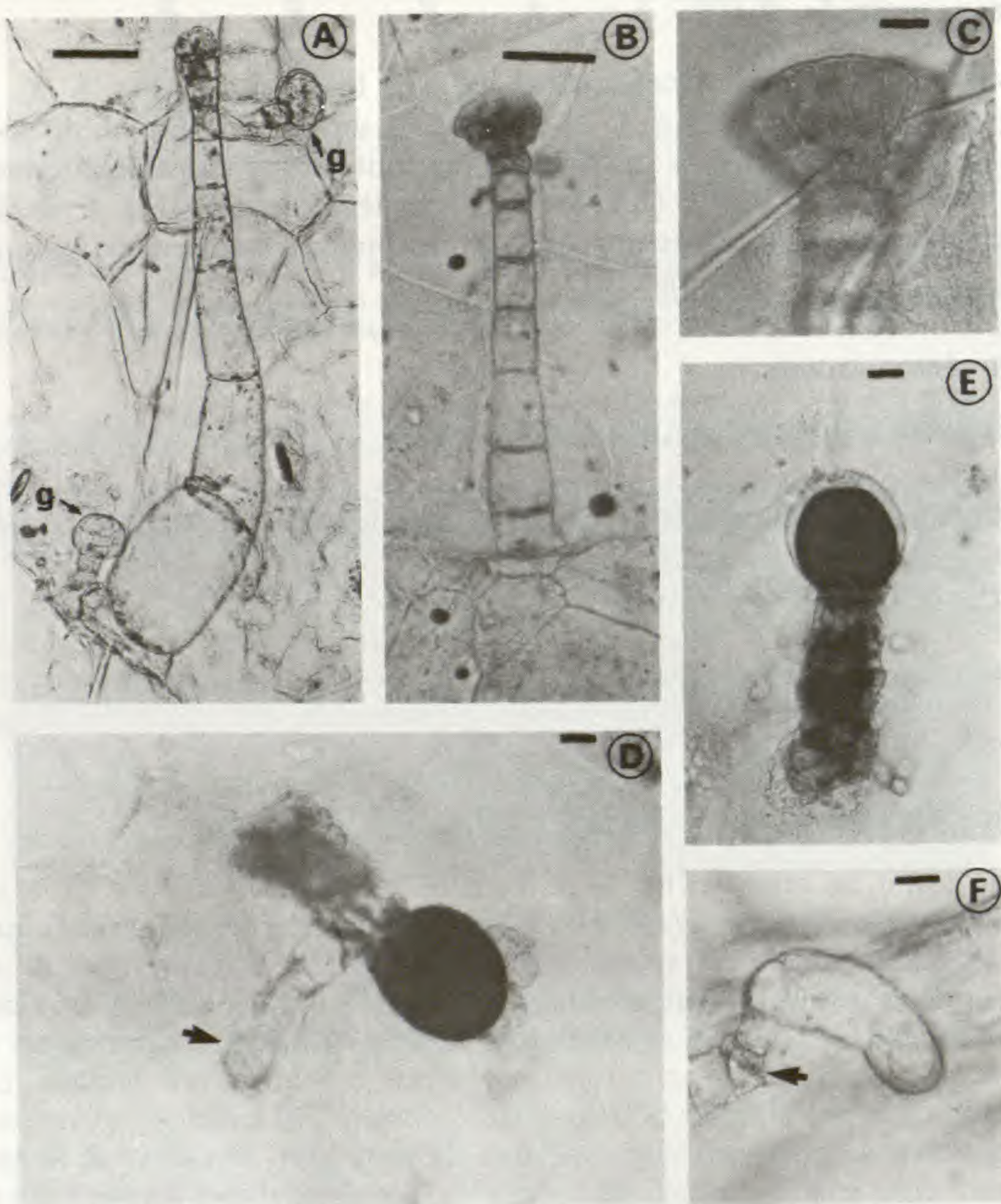


Fig. 4. — A, **Begonia mollicaulis**, poil glandulaire long à tête hémisphérique et poil glandulaire court globulaire (g). — B, C, **B. johnstonii** : B, poil glandulaire long à tête en rosette ; C, détail d'une tête glandulaire en forme de rosette. — D, **B. gehrtii**, poil glandulaire court cruciforme et son point d'attachement (flèche), vu de côté. — E, **B. obscura**, poil glandulaire court cruciforme, vu de haut. — F, **B. staudtii**, poil glandulaire court curviforme et son point d'attachement (flèche). Etalons : photos A et B, 0,05 mm ; photos C à F, 0,01 mm.

10. Poils glandulaires cruciformes (Fig. 1, *D* ; 4, *D, E*).

Ce type de poil, le plus répandu, montre une tête horizontale dépassant de chaque côté un pédicelle constitué d'environ quatre cellules aplaties (Fig. 4, *D*). On peut le représenter sous la forme d'un « T ». Une sécrétion rouge ou parfois blanc-jaune est presque toujours présente dans ce type de poil, contrairement aux autres types. Les cellules de la tête sont parfois

gonflées, avec un cytoplasme dense à noyau énorme. Elles sont le plus souvent affaissées. Cette structure est illustrée dans FELLERER (1892, planche I, Fig. 28, 34, 36, 47), WARBURG (1894, Fig. 46, *L*), IRMSCHER (1925, Fig. 256, *L*), GONÇALVES COSTA (1971, Fig. 20, 22, 28) et BROUILLET et al. (1987, Fig. 25). Ayant observé plusieurs formes intermédiaires entre ce dernier type et le type illustré par FELLERER (1892, planche I, Fig. 33, 41, 42, 44, 48), WARBURG (1894, Fig. 46, *N*), SOLEREDER (1899, Fig. 88, *I*), IRMSCHER (1925, Fig. 256, *N*) et METCALFE & CHALK (1950, Fig. 159, *I*) sur une même feuille, nous les avons réunis ensemble.

11. POILS GLANDULAIRES CRUCIFORMES ALLONGÉS.

Ce type de poil est similaire au type 10, mais la tête horizontale est nettement plus longue. La sécrétion fait souvent défaut dans ces poils glandulaires. Ce type se rapproche de celui illustré par FELLERER (1892, planche I, Fig. 30), SOLEREDER (1899, Fig. 88, *H*) et METCALFE & CHALK (1950, Fig. 159, *H*).

12. POILS GLANDULAIRES CURVIFORMES (Fig. 4, *F*).

Dans ce type de poil, la tête, portée par un court pédicelle, est penchée et donne au poil l'apparence d'un « r ». On observe rarement des sécrétions (FELLERER, 1892, planche I, Fig. 29 ; SOLEREDER, 1899, Fig. 88, *G* et METCALFE & CHALK, 1950, Fig. 159, *G*).

13. POILS GLANDULAIRES À TÊTE GLOBULAIRE (Fig. 4, *A*).

Ce type de poil est très peu répandu (FELLERER, 1892, planche I, Fig. 35, 37, 45 ; WARBURG, 1894, Fig. 46, *M* ; SOLEREDER, 1899, Fig. 88, *F* ; IRMSCHER, 1925, Fig. 256, *M* ; METCALFE & CHALK, 1950, Fig. 159, *F* ; BOGHDAN & BARKLEY, 1969, Fig. 4, 5 et GONÇALVES COSTA, 1970, Fig. 17). La sécrétion fait souvent défaut ou elle est faible.

14. POSITION DES POILS GLANDULAIRES.

Chez plusieurs espèces, les poils cruciformes et globulaires décrits ci-dessus s'observent dans des dépressions du limbe. GONÇALVES COSTA (1970, Fig. 18), discutant de l'anatomie du *Begonia valdensium*, illustre cette position des poils glandulaires.

15. SÉCRÉTIONS SPHÉRIQUES.

Nous avons noté sur les faces adaxiale et abaxiale (surtout) des feuilles des points blancs ou quelquefois bruns (Fig. 5, *A, B, C*). Ces points se dissolvent à la fixation du matériel. De même, ils se détachent au moindre coup et s'affaissent, libérant alors un liquide translucide sucré. On remarque sous ces points des cellules d'aspect nécrosé qui semblent dépourvues de leur cuticule. Ces points semblent associés aux nervures de la feuille (Fig. 5, *B*). De plus, on observe fréquemment la présence d'un poil glandulaire court (Fig. 5, *C*) ou d'un trichome lépido-étoilé (voir les illustrations de HAGMAN & DE WILDE, 1983, Fig. 1, *4, 5*) sur ce qui nous apparaît être la cuticule décollée de plusieurs cellules de l'épiderme. Pour HAGMAN & DE WILDE (1983) il s'agit d'un trichome glandulaire sessile. La planche III, Figure 12 de FELLERER (1892)

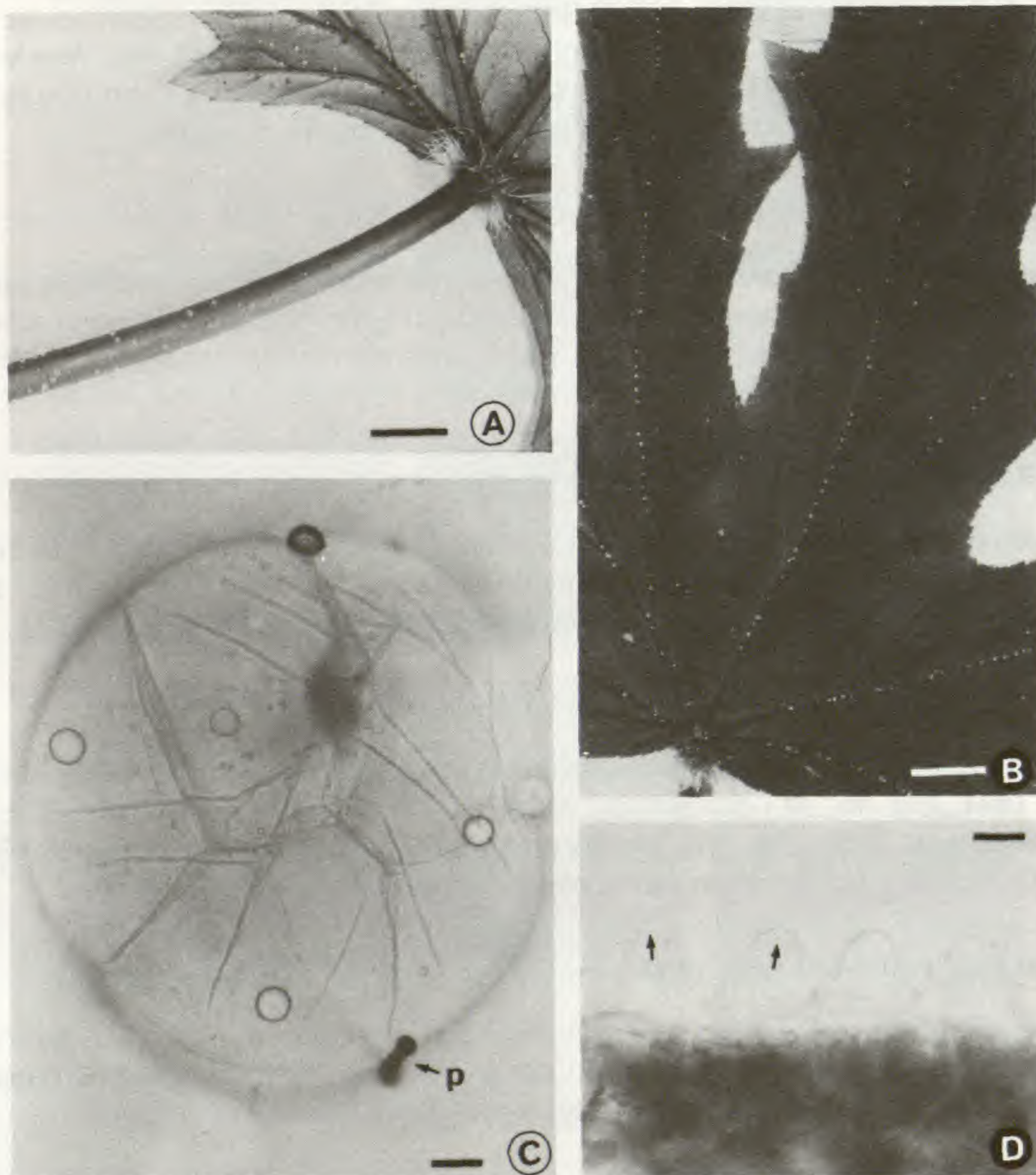


Fig. 5. — **Begonia platanifolia**, sécrétion sphérique : **A**, sur la face abaxiale et le pétiole ; **B**, sur les nervures de la face adaxiale ; **C**, vue de haut, avec un poil glandulaire cruciforme (p) sur celle-ci. — **D**, **B. olbia**, papilles à la face adaxiale avec épaississement cuticulaire à l'apex (flèches). Etalons : photos A et B, 10 mm ; photo C, 0,05 mm ; photo D, 0,02 mm.

(256, *E* de IRMSCHER, 1925 ; 46, *E* de WARBURG, 1894), illustre la même structure, nommée par lui glande perliforme. Quoique METCALFE & CHALK (1950) indiquent la présence chez les *Begoniaceae* (et les *Vitaceae*) de « pearl glands », ils les décrivent comme attachées à l'épiderme par de courts pédicelles, alors que de tels pédicelles sont inexistants chez les espèces que nous avons étudiées. A l'œil nu, il s'agit du même type de sécrétion que l'on peut voir sur les feuilles

des *Vitaceae*. HEYWOOD (1986) nomme d'ailleurs ce caractère « pellucid dots » en discutant les caractères diagnostiques de cette dernière famille. Nous croyons qu'il s'agit d'un tissu non spécialisé, constitué d'un petit nombre de cellules qui sécrètent un liquide sous leur cuticule. Leur fonction est inconnue.

16, 17, 18. PAPILLES.

Il s'agit du bombement de la paroi péricline externe des cellules de l'épiderme. Un épaississement cuticulaire à l'apex des papilles se note souvent (Fig. 5, *D*). Celles-ci peuvent varier en hauteur sur une même feuille et montrer ou non une ornementation cuticulaire. Le tableau 1 précise la présence ou l'absence des papilles à la marge, 16, à la face adaxiale, 17, et à la face abaxiale, 18. METCALFE & CHALK (1979) mentionnent des papilles à la face adaxiale seulement. Récemment, les travaux de TRONCHET (1938*a*, 1938*b*), LEE (1977), GIVNISH (1984), BONE et al. (1985) et LEE & GRAHAM (1986) ont traité des propriétés optiques des feuilles munies de papilles. Celles-ci augmentent le taux photosynthétique de la feuille en focalisant la lumière sur les chloroplastes. Pour HABERLANDT (1965), en plus de condenser la lumière, les papilles permettent une évaporation rapide de l'eau sur les feuilles.

19 à 22. ORNEMENTATION.

METCALFE & CHALK (1950) décrivent la cuticule des *Begoniaceae* comme pouvant être lisse, granuleuse, striée ou verruqueuse. Nous avons effectivement observé ces différents degrés d'ornementation. En général, l'ornementation est plus prononcée sur la face adaxiale de la feuille et vers la marge. BROUILLET et al. (1987, Fig. 26, 33, 34, 36, 39, 47) illustrent différents degrés d'ornementation de la cuticule. Nous reconnaissons quatre caractères : 19, ornementation adaxiale (Fig. 6, *A, B*), 20, abaxiale, 21, marginale et 22, ornementation sur les émergences si ces dernières sont présentes.

23 à 25. CONTOUR DES CELLULES DE L'ÉPIDERME.

Les parois anticlines des cellules de l'épiderme, tant adaxial, 23, qu'abaxial, 24, ou des cellules annexes, 25, ont été classées en deux types : parois sinueuses (Fig. 6, *C*) ou rectilignes (Fig. 6, *D*). Quoique STACE (1965) distingue huit types de parois anticlines, nous avons fusionné ses types 1-2 et 3 à 8, formant ainsi un caractère à deux états. Les études de BONGERS (1973) et BAAS (1975) lient ce caractère à l'habitat. Les espèces, dont les parois anticlines des cellules épidermiques sont sinueuses, sont plus fréquentes dans les régions tempérées et subtropicales. Ce caractère varie également en altitude : parois rectilignes en haute altitude et sinueuses en plaine tropicale. Un tel caractère est employé dans la délimitation des tribus des *Cactaceae* (BARTHLOTT & VOIT, 1979).

26. TYPES DE STOMATES.

Le type stomatique d'une espèce varie peu chez les *Begoniaceae*. Le type hélicocytique (PAYNE, 1970, Fig. 10) est général. METCALFE & CHALK (1979) et BROUILLET et al. (1987, Fig. 19, 20, 24, 26, 35, 39, 47) l'illustrent. Rarement observe-t-on des stomates anisocytiques

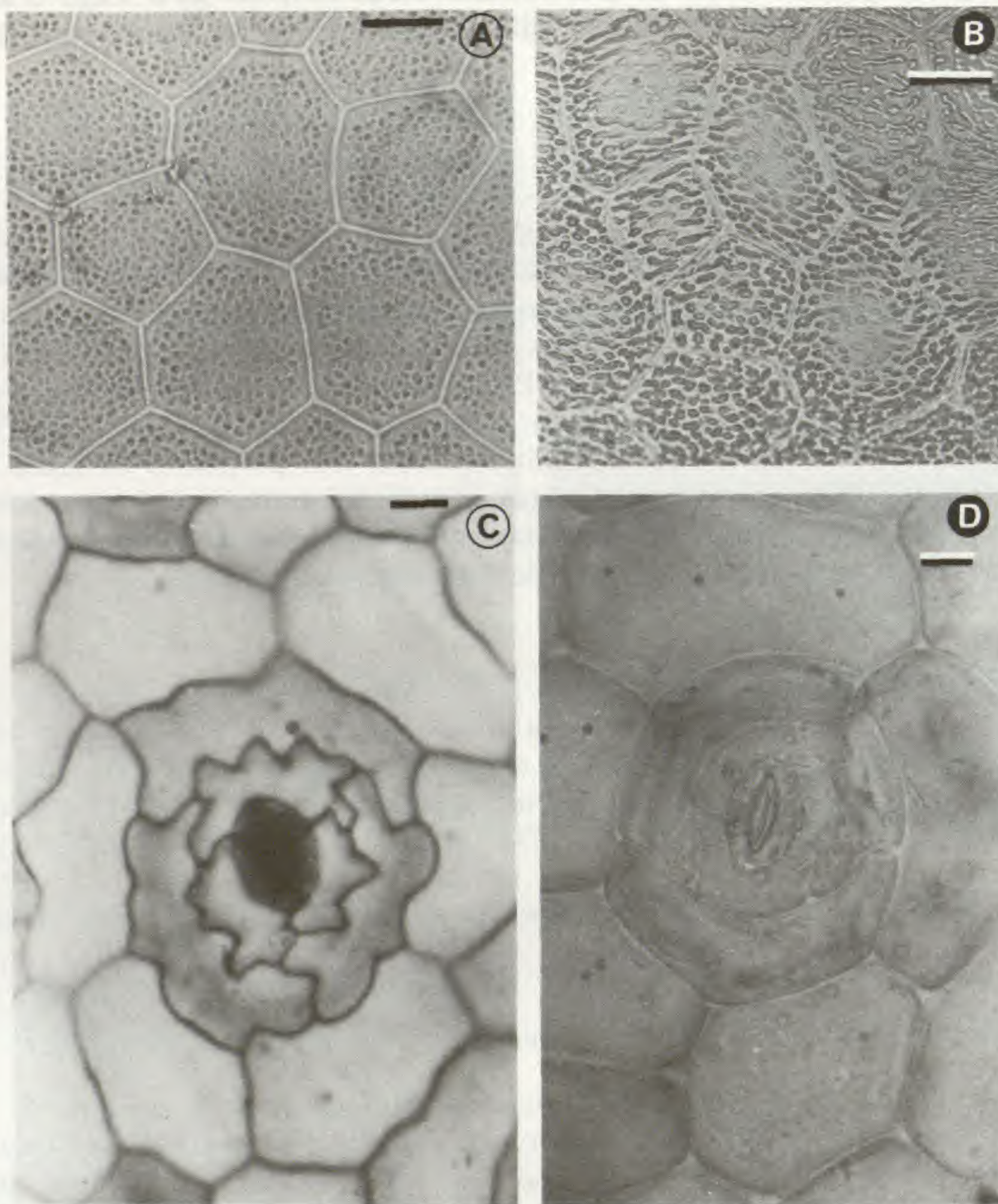


Fig. 6. — **Begonia salicifolia**, ornementation de la cuticule : **A**, face adaxiale ; **B**, à la marge. — **C**, **B. platanifolia**, stomate solitaire hélicocytique et cellules de l'épiderme abaxial aux parois anticlines sinueuses, lambeau coloré au bleu de toluidine. — **D**, **B. undulata**, stomate solitaire hélicocytique aux cellules annexes posées sur les cellules de l'épiderme et cellules de l'épiderme abaxial aux parois rectilignes. Etalons : photos A et B, 0,05 mm ; photos C et D, 0,02 mm.

(Fig. 7, *A*), anomocytiques (Fig. 7, *B*), parallélocytiques ou cyclocytiques (Brouillet et al., 1987, Fig. 20). Des stomates anormaux sont fréquents dans les *Begoniaceae* (Dehnel, 1961 et *obs. pers.*) et nous n'avons pas considéré ceux-ci comme pouvant servir à la taxonomie. A cause de l'absence de données ontogéniques, nous avons choisi de diviser les types stomatiques en deux grandes classes : type régulier (hélicocytique et anisocytique, qui est un cas particulier

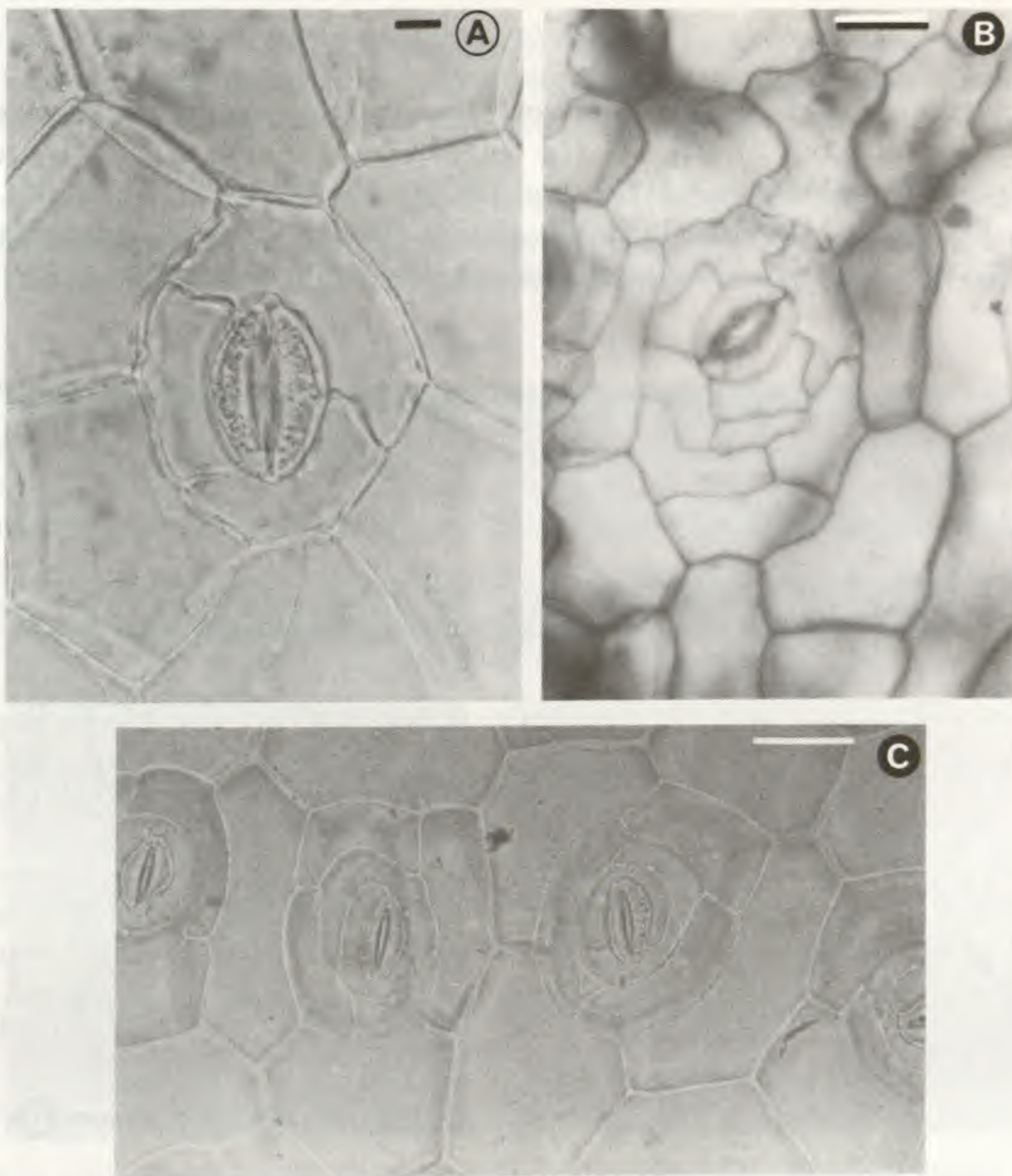


Fig. 7. — A, **Begonia lubbersii**, stomate anisocytique à trois cellules annexes. — B, **Hillebrandia sandwicensis**, stomate irrégulier, non-hélicocytique, résultant de la subdivision des cellules annexes après une ontogénèse du type hélicocytique. — C, **B. angularis**, stomates hélicocytiques à sept et huit cellules annexes. Etalons : photo A, 0,01 mm ; photos B et C, 0,05 mm.

du premier) et type irrégulier. Il nous est apparu que certaines espèces tendaient à dévier du type stomatique commun, le type hélicocytique, sans toutefois montrer une tendance vers un type défini. D'une part, il pourrait s'agir d'une déviation ontogénique, d'autre part, d'une division subséquente des cellules annexes qui viendrait modifier le développement hélicocytique (Fig. 7, *B*), un cas n'excluant pas l'autre. Ces espèces ont été codées comme irrégulières, de même que celles montrant les types anomocytique, parallélocytique ou cyclocytique, car ils se rencontrent à l'occasion seulement sur un épiderme donné. Seules les espèces à stomates solitaires peuvent être codées pour ce caractère et non celles avec des stomates groupés, à cause de leur morphologie particulière.

27. Nombre de stomates par plage.

Peu d'auteurs ont étudié taxonomiquement le nombre de stomates par plage, mais ils sont illustrés dans Warburg (1894, Fig. 46, *O*), Solereder (1899, Fig. 87, *A*), Irmscher (1925, Fig. 256, *O*), Metcalfe & Chalk (1950, Fig. 158, *A*), Payne (1970, Fig. 12, 13), Brouillet et al. (1987, Fig. 49) et Mauseth (1988, Fig. 10, *21*). Neubauer (1967) indique le nombre de stomates par plage pour les 122 plantes étudiées. Boghdan & Barkley (1972) voient une

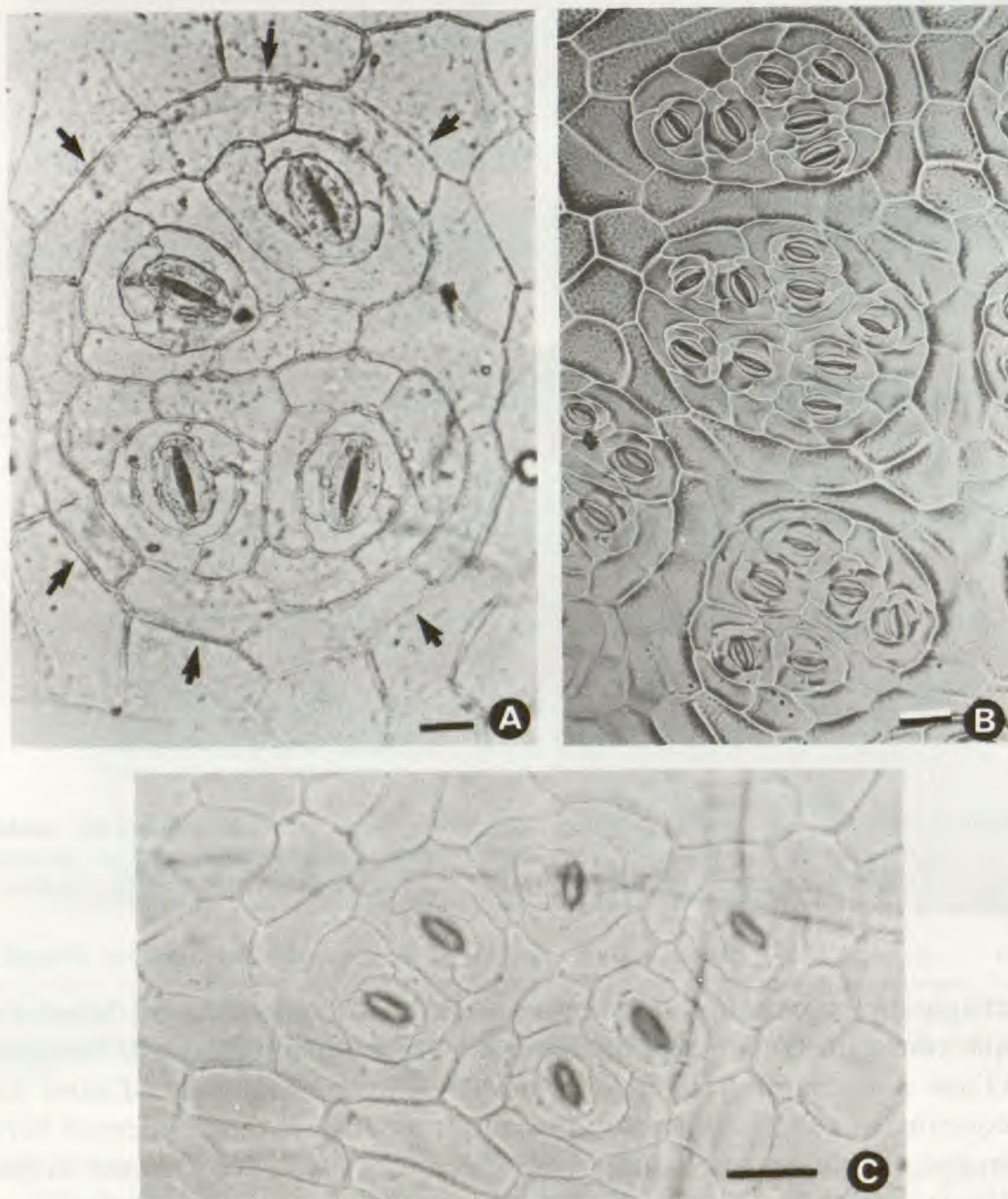


Fig. 8. — A, **Begonia multinervia**, plage de quatre stomates hélicocytiques, avec ceinture de cellules délimitant la plage stomatique (flèches). — B, **B. acutifolia**, plages de six et neuf stomates, cuticule nettement plus ornementée sur les cellules de l'épiderme. — C, **B. venosa**, plage de six stomates sans ceinture de cellules. Etalons: photo A, 0,02 mm ; photos B et C, 0,05 mm.

association entre ce caractère et un nombre élevé d'assises de l'hypoderme. Fellerer (1892) et Hoover (1986) suggèrent divers rôles écologiques pour cette organisation stomatique. Enfin, Dehnel (1961) traite les anomalies observées chez le *B. aridicaulis*. Nous avons codé le caractère ainsi : (1) stomates solitaires (Fig. 6, *C, D* ; 7, *A, B, C*), (2) stomates en plage de deux à six (Fig. 3, *B* ; 8, *A, C*) et (3) stomates en plage de six et plus (Fig. 8, *B*). Alors que certaines plages de stomates semblent définies par une ceinture de cellules (Fig. 8, *A*), d'autres forment des îlots plus lâches sans ceinture de cellules (Fig. 8, *C*), une observation que nous n'avons pas codée.

28. Nombre de cellules annexes.

Difficile à évaluer pour les stomates en plage, le nombre de cellules annexes n'a été noté que pour les espèces ayant des stomates solitaires. Nous avons divisé le caractère en trois états, selon le mode : (1) stomates à six (Fig. 7, *A*) ; (2) stomates à quatre (Fig. 6, *C, D*) ; (3) stomates à huit cellules annexes (Fig. 7, *C*).

29. Stomates protubérants.

Dans certains cas, tous les stomates sont surélevés par rapport à l'épiderme abaxial.

30. Stomates adaxiaux.

Observés du côté adaxial, près de la marge de la feuille, ils sont toujours peu nombreux et solitaires (Fig. 9, *A*). Seules quelques espèces présentent ce caractère. Notons que leurs cellules annexes sont irrégulières par rapport à celles des stomates abaxiaux. Ce caractère n'était pas rapporté pour les *Begoniaceae*, Metcalfe & Chalk (1979) ne mentionnant que les stomates abaxiaux.

31. Hydathodes limbaires.

A la face adaxiale du limbe, toujours en association avec des émergences sauf chez le *Begonia oxyphylla* où celles-ci font défaut, des hydathodes en tous points semblables aux hydathodes présents à la marge foliaire s'observent chez plusieurs espèces. Brouillet et al. (1987) ont décrit les hydathodes marginaux de 5 espèces de *Begonia* et de l'*Hillebrandia sandwicensis*. Mentionnons également les publications de Gonçalves Costa (1971, Fig. 10, 11 ; vue en coupe longitudinale d'un hydathode associé à une émergence) et de Maier & Sattler (1977, Fig. 7-11 et 25-27 ; émergence avec hydathodes et coupes longitudinales). La présence de faisceaux épaissis sous les cellules de garde nous permet d'éviter de les confondre avec des glandes ou des stomates aérifères géants.

32. Epiderme multiple.

Chez quelques espèces, l'épiderme est divisé en plusieurs couches non-différenciées. Cet épiderme multiple est parfois appelé pseudo-hypoderme (Haberlandt, 1965). Il semble que cette structure agisse comme un hypoderme.

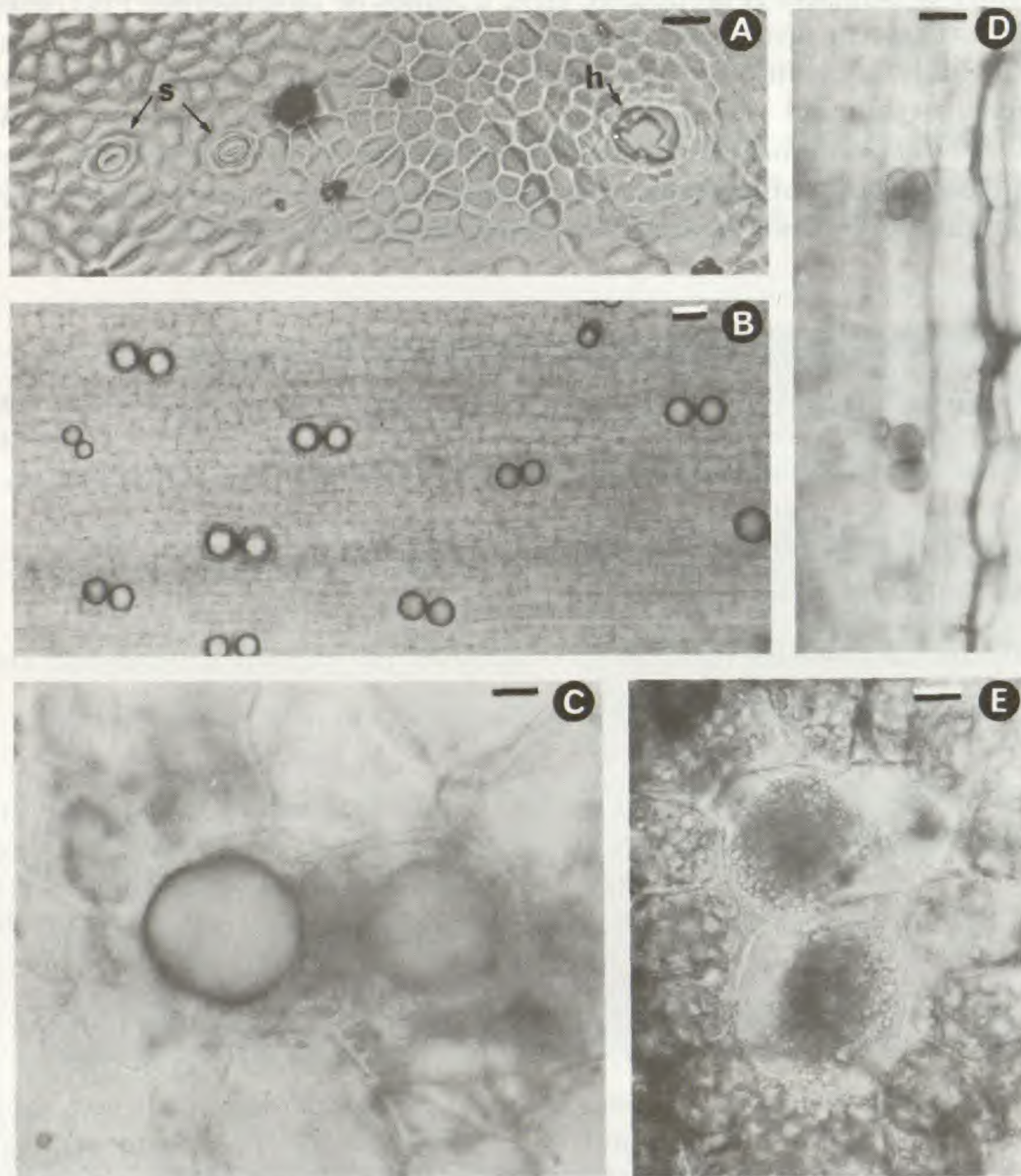


Fig. 9. — A, **Begonia floccifera**, réplique montrant des stomates solitaires (s) sur la face adaxiale, l'hydathode (h) confirmant qu'il s'agit bien du côté adaxial de la feuille. — B, **B. convolvulacea**, groupe de cystotyles blanchâtres sous l'épiderme du pétiole. — C, **B. ulmifolia**, cystotyle blanchâtre dans le limbe. — D, **B. angularis**, cystotyles bruns le long d'un faisceau vasculaire du pétiole. — E, **B. estrellensis**, cystotyle gris, à contenu granuleux. Etalons : photos A, B et D, 0,05 mm ; photos C et E, 0,01 mm.

33. Types d'hypoderme.

En coupe transversale, les cellules de l'hypoderme, lorsque présentes, sont de trois types : (1) isodiamétrales ; (2) plus longues que hautes ; (3) plus hautes que longues (Brouillet et al., 1987, Fig. 48). Chez certaines espèces, les cellules de l'hypoderme, biréfringentes, sont lignifiées. Selon Haberlandt (1965), l'hypoderme des *Begoniaceae* sert de réservoir d'eau. Tous les auteurs consultés mentionnent cette structure.

34. Nombre d'assises de l'hypoderme.

Nous avons codé ce caractère comme suit : (1) absence d'hypoderme ; (2) présence d'une assise ; (3) présence de deux à plusieurs assises cellulaires. Il nous a paru préférable de grouper en un seul état les hypodermes à deux ou plusieurs assises puisque ce nombre représente le mode de fréquence chez les espèces étudiées. L'absence de pics secondaires ne permet pas de diviser ce caractère en différents états exprimant une réalité biologique ou tout au moins statistique ; des études plus poussées sont requises. Neubauer (1967) et Barkley & Hozid (1971) ont noté pour plusieurs espèces la présence et le nombre d'assises de l'hypoderme ainsi que son épaisseur. Généralement, l'hypoderme est présent tant à la face adaxiale qu'abaxiale chez une espèce donnée ; il est plus marqué à la face supérieure cependant.

Cystotyles.

Metcalfe & Chalk (1979) mentionnent ce caractère, qu'ils nomment aussi cystosphère, et le rapprochent des cystolithes. Le terme cystotyle désigne des cellules spécialisées non calcifères à contenu indéterminé, toujours disposées par paire. Chez les *Begoniaceae*, trois types de dépôt se rencontrent et forment ainsi trois caractères différents. On trouvera des illustrations dans Warburg (1894, Fig. 46, *P, Q, R, S, T*), Solereder (1899, Fig. 87, *C, D, E*), Irmscher (1925, Fig. 256, *P, Q, R, S, T*), Metcalfe & Chalk (1950, Fig. 158, *C, D, E*) et Gonçalves Costa (1970, Fig. 11, 12). Nous n'avons pas remarqué la présence simultanée de plusieurs types de cystotyles chez les espèces étudiées.

35. Cystotyles blanchâtres.

Ils sont particulièrement nombreux sous l'épiderme du pétiole ou sous le parenchyme palissadique du limbe foliaire. Le contenu est opalescent, lisse et sphérique (Fig. 9, *B, C*).

36. Cystotyles gris.

On les rencontre surtout dans le mésophylle, près du parenchyme palissadique. Le contenu est granuleux et le contour irrégulier (Fig. 9, *E*).

37. Cystotyles bruns.

Situé près des faisceaux vasculaires, ce type de cystotyle montre une striation concentrique à la façon d'anneaux de croissance. Le contour est légèrement réniforme (Fig. 9, *D*).

38. Astérosclérites.

Il s'agit de sclérites ramifiés ayant de nombreuses ponctuations, présents dans le mésophylle. Metcalfe & Chalk (1979) mentionnent qu'ils sont cristallifères et les nomment « scleroidal idioblast » (Metcalfe & Chalk, 1950, Fig. 158, *B*). Solereder (1899, Fig. 87, *B*) les nomme cellules spiculaires. Fellerer (1892, planche III, Fig. 4) et Gonçalves Costa (1971, Fig. 5, 13-17) donnent plusieurs illustrations d'astérosclérites. Nous avons décelé différentes formes chez les espèces étudiées (Fig. 10, *A, B*).

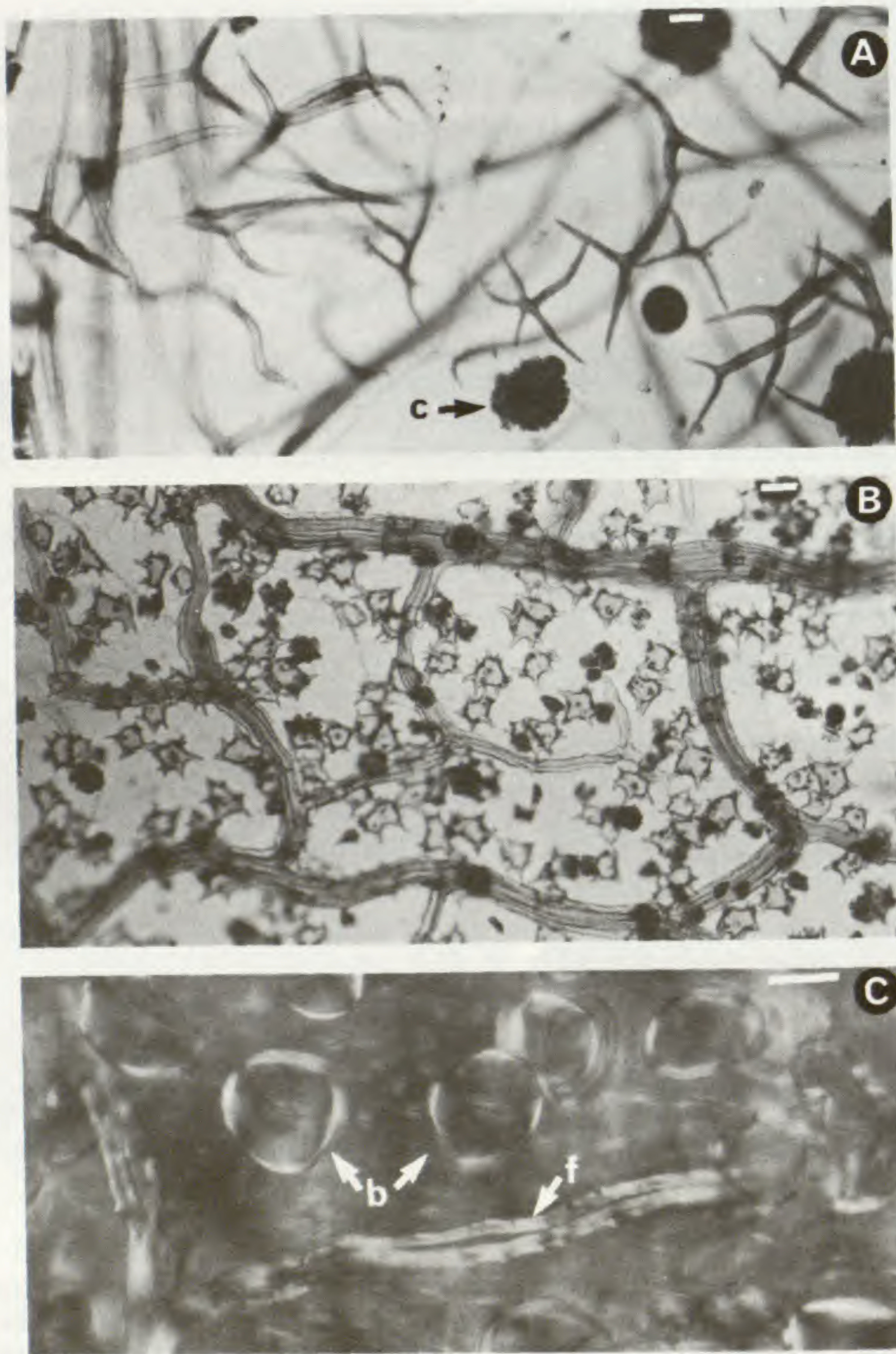


Fig. 10. — A, **Begonia imperialis**, éclaircissement de feuille montrant des astérosclérites dans le mésophylle, polyphénols condensés (c). — B, **B. oxyphylla**, feuille éclaircie, astérosclérites et sclérites filiformes masquant complètement les faisceaux vasculaires des nervures. — C, **B. boisiana**, brachysclérite (b) et sclérites filiformes (f) en lumière polarisée. Etalons : photos A à C, 0,05 mm.

39, 55. Brachysclérites.

Sclérites courts, carrés ou rectangulaires et sans ramifications (Fig. 10, *C*). Ponctuations présentes. Fellerer (1892, planche III, Fig. 16) et Brouillet et al. (1987, Fig. 29, 32) les illustrent. Nous avons noté ce caractère dans le limbe foliaire, 39, et dans le collenchyme du pétiole, 55, où parfois ce type de sclérite apparaît.

40. Sclérites filiformes dans le limbe.

Sclérites longs, ponctués et non ramifiés. Ces sclérites accompagnent toujours des faisceaux vasculaires. Chez plusieurs espèces, les nervures sont dissimulées par l'abondance de ces sclérites (Fig. 10, *B, C* ; 11, *A*). D'autres fois ils sont dispersés le long des nervures (Fig. 11, *C*). Brouillet et al. (1987, Fig. 9, 29) illustrent ces sclérites longeant les faisceaux vasculaires.

41. Sclérite filiforme pénétrant les émergences.

On observe ce type de sclérite dans certaines émergences, sans qu'il soit associé à des faisceaux (Fig. 11, *B*). Warburg (Fig. 46, *F*, 1894), Irmscher (Fig. 256, *F*, 1925) et Haberlandt (1965, Fig. 53) ont illustré une émergence pénétrée par un sclérite.

Cristaux.

La famille des *Begoniaceae* produit plusieurs types de cristal. Metcalfe & Chalk (1950, 1979) y soulignent la présence de cristaux solitaires et prismatiques ou octaèdres et composés. En se basant sur l'observation de cristaux de forme intermédiaire, Al-Rais et al. (1971) suggèrent que les cristaux solitaires produisent, par prolifération, les cristaux composés. Etant donné que nous ne connaissons pas le mode de formation des cristaux, nous les avons considérés comme quatre caractères indépendants. Nous avons noté leur présence dans le limbe foliaire et le pétiole.

42, 56. Cristaux octaèdres.

Appelé cristal tétraèdre par Franceschi & Horner (1980), ce type de cristal prismatique montre huit faces. Il ressemble à deux pyramides jointes à leur base (Fig. 12, *A*). Al-Rais et al. (1971, planche 1*C*) les illustrent.

43, 57. Cristaux prismatiques allongés.

Cristaux montrant douze côtés et ressemblant à de petits bâtonnets (Fig. 12, *B* ; Franceschi & Horner, 1980, Fig. 13).

44, 58. Druses.

Il s'agit de l'agglomérat de cristaux prismatiques. Lorsque présentes dans le pétiole, les druses se forment dans les cellules d'une même rangée (Fig. 12, *C*). Le caractère à états

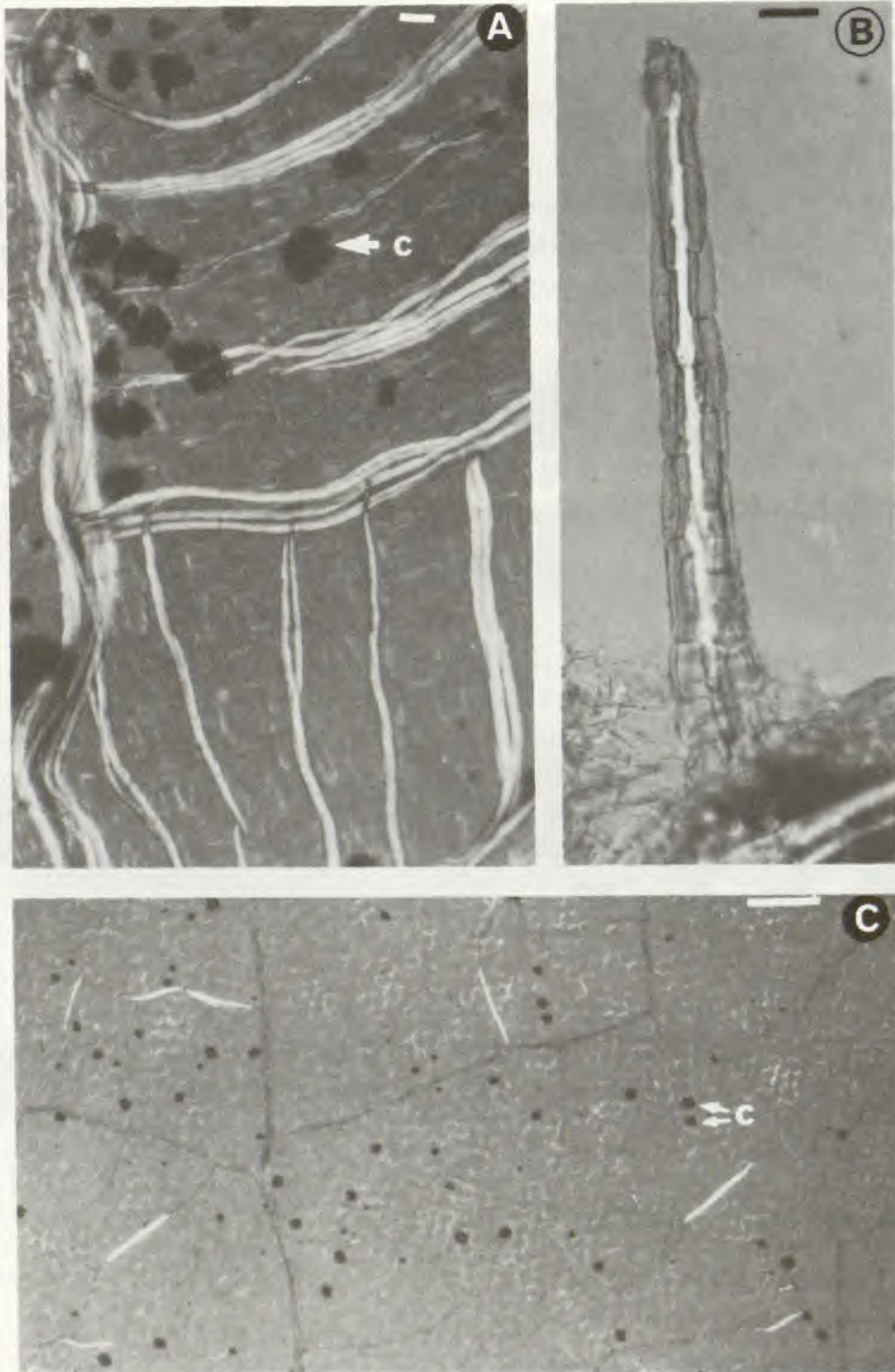


Fig. 11. — **A**, **B**, **Begonia nelumbiifolia** : **A**, feuille éclaircie, sclérites filiformes accompagnant les nervures foliaires, en lumière polarisée, polyphénols condensés (c) ; **B**, sclérite filiforme pénétrant une émergence, en lumière polarisée. — **C**, **B. peltata**, sclérites filiformes accompagnant partiellement les nervures foliaires, en lumière polarisée, polyphénols condensés (c). Etalons : photos A et B, 0,05 mm ; photo C, 0,5 mm.

multiples « druses dans le pétiole », 58, a été codé comme suit dans le tableau 1 : (1) absence de druses dans le pétiole ; (2) présence de druses dans le parenchyme du pétiole seulement ; (3) présence de druses dans le parenchyme et le collenchyme. AL-RAIS et al. (1971, planche 1*F*) les illustrent. Elles sont également observées dans le limbe, 44.

45. LONGUEUR DES CELLULES DE L'ÉPIDERME ADAXIAL.

Nous avons cherché la valeur maximale de chaque cellule pour établir la longueur des cellules de l'épiderme. Ce caractère, quoique variable (35 μm à 229 μm), est difficile à interpréter puisqu'il est admis que la dimension des cellules est influencée par le niveau de ploïdie (STEBBINS, 1971). D'ailleurs l'étude de MATSUURA & OKUNO (1936) a démontré que ce niveau varie chez les *Begoniaceae*. Aussi, nous est-il impossible de connaître la valeur phylogénique des différences entre ces mesures, sans connaître pour chacune des espèces leur niveau de ploïdie.

46. LARGEUR DES CELLULES DE L'ÉPIDERME ADAXIAL.

Les mesures ont été prises en tirant une perpendiculaire du point médian de l'axe créé par la longueur de la cellule. Ce caractère, pour les espèces étudiées, varie de 27 μm à 157 μm.

47. LONGUEUR DES CELLULES DE GARDE.

Les mesures proviennent de stomates normaux ne subissant pas de distortion par suite de la proximité de poils, de nervures, etc. Cette mesure varie entre 27 μm et 55 μm.

48. LARGEUR DES CELLULES DE GARDE.

C'est à mi-chemin de la longueur des cellules de garde que nous avons mesuré la largeur, sans nous préoccuper de la largeur maximale (HILL, 1980). La variation de cette mesure fluctue entre 16 μm et 39 μm.

49. TYPE DE CELLULE ÉPIDERMIQUE DU PÉTIOLE.

Les cellules de l'épiderme du pétiole se présentent selon trois types que nous avons codés comme suit : (1) cellules isodiamétrales (Fig. 13, *A*) ; (2) cellules plus longues que hautes selon l'axe du pétiole (Fig. 13, *C*) ; (3) cellules plus hautes que longues (Fig. 13, *B*).

50. PNEUMATHODES.

VOUK (1912) décrit ces structures sur la tige du *Begonia vitifolia*. Il en donne des illustrations en coupe transversale (Fig. XI, 1 à 7). D'après celles-ci, les chambres sous-stomatiques sont inexistantes ou minuscules, alors qu'elles sont grandes sous les stomates foliaires. On observe aussi ces structures sur le pétiole de plusieurs *Begonia* (Fig. 14, *A*, *B*). Les pneumathodes se composent de stomates anomocytiques qui gardent leurs propriétés photosynthétiques. On en trouve à un seul stomate, d'autres à plusieurs. Leurs cellules sont

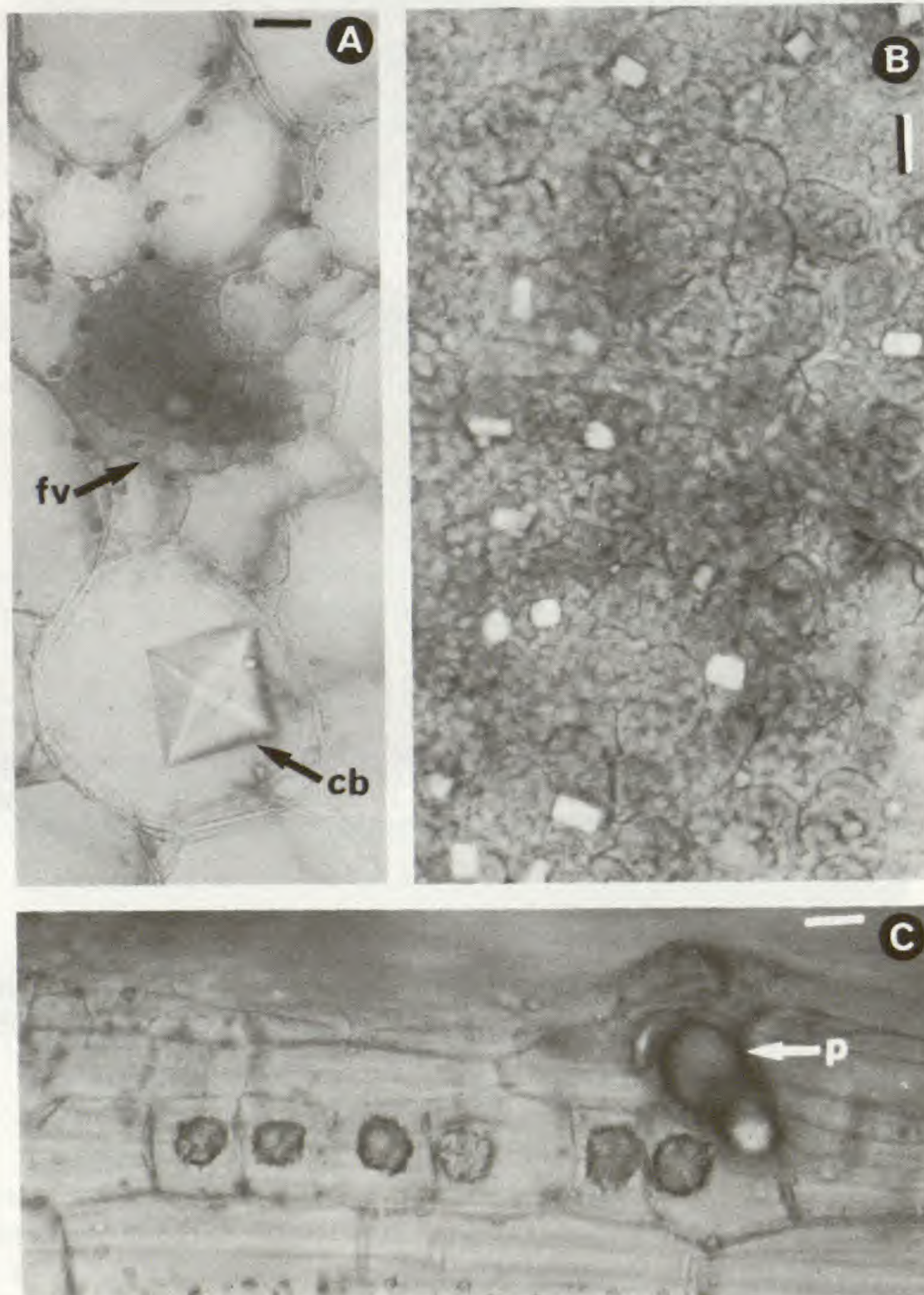


Fig. 12. — A, **Begonia dregei**, coupe transversale du pétiole, cristal octaèdre (cb) près d'un faisceau vasculaire (fv). — B, **B. ludwigii**, en lumière polarisée, cristaux prismatiques allongés. — C, **B. acetosa**, sous l'épiderme du pétiole, une rangée de druses, poil glandulaire cruciforme (p) hors foyer. Etalons : photos A à C, 0,02 mm.

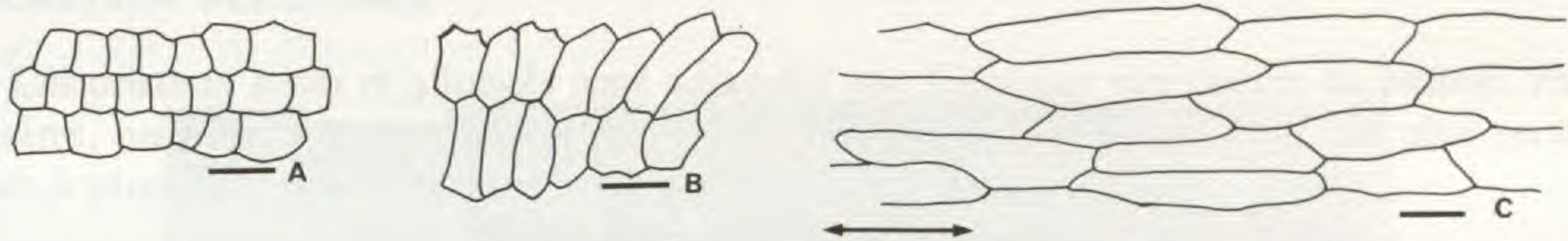


Fig. 13. — Types de cellules épidermiques du pétiole, la flèche donne le sens de la longueur du pétiole : **A**, **Begonia minor**, cellules isodiamétrales. — **B**, **B. goegoensis**, cellules plus hautes que longues. — **C**, **B. augustae**, cellules plus longues que hautes. Etalons : dessins A à C, 0,05 mm.

dépourvues de cuticule. Ces structures ressemblent aux lenticelles dans leur forme et leur fonction. Des pneumathodes sont parfois représentés sous la forme de petits traits le long du pétiole dans certaines publications sur les *Begoniaceae* (par exemple DE WILDE & ARENDS, 1980, Fig. 1, *I*).

51. COLLENCHYME.

Sur des coupes transversales de pétiole, nous avons noté deux types de collenchyme : collenchyme uniquement triangulaire ou collenchyme triangulaire et rectangulaire. La constance de ce caractère au sein des espèces doit être vérifiée.

52. ASSISES DE CELLULES CHLOROPHYLLIENNES.

Chez quelques espèces, une mince bande de chlorenchyme d'une à deux assises est adjacente au collenchyme du pétiole.

53. CELLULES AQUIFÈRES À PAROI SECONDAIRE RÉTICULÉE.

Seuls le *Begonia yunnanensis* et le *B. handelii* présentent ces structures, observées en périphérie des faisceaux vasculaires du pétiole. Ces cellules parenchymateuses montrent un épaississement réticulé de la paroi (Fig. 14, *C*). KOLLER & ROST (1988), étudiant *Sanseviera*, les nomment « water-storage cells ». Deux fonctions possibles leur ont été assignées : (1) ils servent de support aux cellules du mésophylle ou (2) en cas de dessication, ils aident le tissu parenchymateux à recouvrer sa turgescence en se gorgeant d'eau (OLATUNJI & NENGIM, 1980 ; KOLLER & ROST, 1988). Les épaississements secondaires favorisent cet engorgement en agissant comme un ressort. METCALFE & CHALK (1979), sans les mentionner chez les *Begoniaceae*, traitent ce type de structure sous le nom de « tracheoidal idioblast ».

54. SCLÉRENCHYME.

Dans le pétiole, du sclérenchyme est parfois noté autour des faisceaux vasculaires. METCALFE & CHALK (1979) indiquent qu'il s'agit d'un caractère peu fréquent, sinon très peu développé dans les *Begoniaceae*.

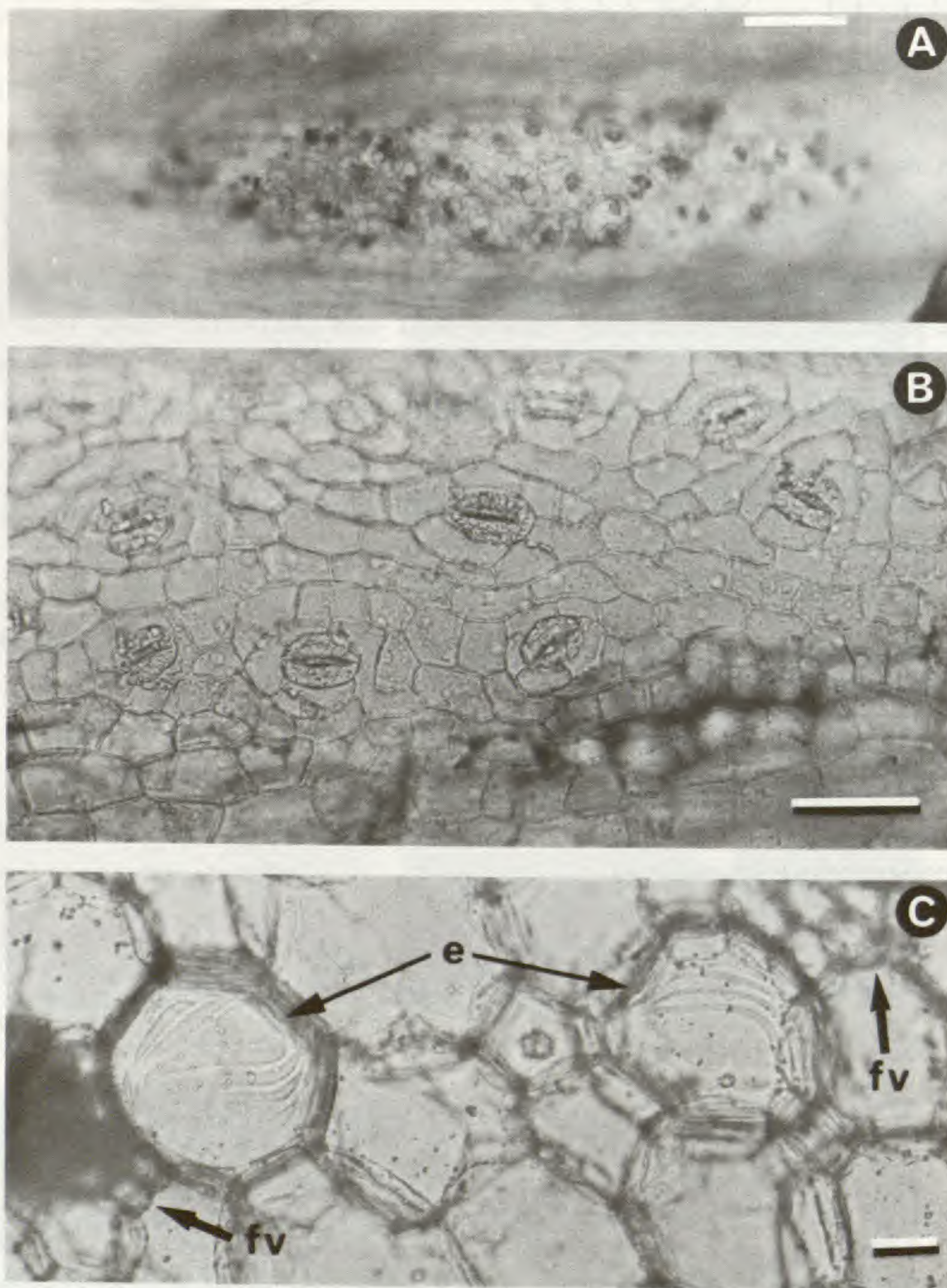


Fig. 14. — **A, Hillebrandia sandwicensis**, pneumathode sur le pétiole. — **B, Begonia mannii**, pneumathode sur le pétiole, stomates de type anomocytique. — **C, B. yunnanensis**, cellules aquifères à paroi secondaire réticulée (e) s'observant autour des faisceaux vasculaires (fv) du pétiole. Etalons : photo A, 0,2 mm ; photos B et C, 0,05 mm.

59. Cristaux aciculaires.

Ces cristaux striés et allongés sont adjacents aux faisceaux vasculaires du pétiole. Parfois solitaires, on les rencontre souvent par paires, formant une structure en X, ou plus rarement réunis à plusieurs. Les stries leur donnent une apparence grisâtre.

Certaines structures illustrées dans la littérature n'ont pas été observées chez les espèces étudiées dans ce travail. Ainsi en est-il des trichomes à deux bras (Fellerer, 1892, planche II, Fig. 12 ; Metcalfe & Chalk, 1950, Fig. 159, *C* ; Irmscher, 1925, Fig. 256, *B*), des trichomes à quatre bras (Fellerer, 1892, planche III, Fig. 5 ; Metcalfe & Chalk, 1950, Fig. 159, *E* ; Irmscher, 1925, Fig. 256, *G*), des idioblastes à contenu cristallifère (Metcalfe & Chalk, 1950, Fig. 158, *B*), des poils glandulaires longs à tête cruciforme (Gonçalves Costa, 1971, Fig. 21, 23) et des écailles peltées (de Wilde & Arends, 1979, Fig. 10, *A*, 17, 18). Ces écailles et les trichomes lépido-étoilés que nous avons décrits semblent former une seule série évolutive. Tous deux n'ont été observés que sur des espèces africaines. Mentionnons également les nombreuses illustrations de poils glandulaires courts et de cystotyles que présente la thèse de Fellerer (1892).

VARIABILITÉ DANS LES SECTIONS

Plusieurs des sections à l'étude ne sont représentées que par une ou deux espèces et ne sont pas discutées plus avant. Pour ces vingt-trois sections ainsi que pour le genre monotypique *Hillebrandia*, nous renvoyons le lecteur au tableau 1.

SECTIONS AMÉRICAINES

Section Begonia (11 UTO/4 à nervation pennée).

Le contour des parois anticlines de l'épiderme adaxial et abaxial et des cellules annexes est régulier dans la plupart des espèces. Nous notons aussi la présence d'émergences, à l'exception des *B. mollicaulis* et *B. subvillosa* var. *leptotricha*. Généralement, les cellules des émergences sont évaginées, rarement normales (*B. minor*). Des druses sont présentes tant dans le limbe que dans le pétiole ; il y a une ornementation à la marge, à la face adaxiale et abaxiale et sur les émergences ; il y a un hypoderme et les stomates sont groupés. Enfin, des poils glandulaires cruciformes s'observent (type le plus répandu chez les *Begoniaceae*).

Deux espèces divergent de l'ensemble de la section : les *B. paulensis* et *B. mollicaulis*. Ce dernier a des poils glandulaires globulaires et des poils glandulaires longs semblables à ceux de *B. johnstonii* de la section africaine *Rostrobegonia*, des cristaux prismatiques allongés dans le pétiole et le limbe et ne possède pas de druses dans le limbe foliaire, d'ornementation, d'hypoderme et d'émergences. Le *B. mollicaulis* possède des cellules à parois sinueuses pour les trois types de cellules épidermiques. Le *B. paulensis* se distingue par le contour sinueux de la paroi anticline des cellules de l'épiderme adaxial, par des poils glandulaires globulaires au creux de dépressions de l'épiderme, par des hydathodes limbaires, des cystotyles bruns, des astérosclérites, des brachysclérites dans le limbe et par l'absence d'ornementation.

TABLEAU 1. — Répartition taxonomique des caractères micromorphologiques des feuilles des genres *Begonia* et *Hillebrandia (Begoniaceae)*. L'absence d'information est codée « ? ». Les numéros de caractères correspondent à ceux du texte.

	# DE COLLECTION	SECTIONS	ESPECES	CONTINENTS	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1321-53	Augustia	B. dregei Otto & Dietrich (1)	Afrique	0	2	2	0	0	1	0	0
2	1772-78	Augustia	B. dregei Otto & Dietrich (2)	Afrique	0	2	2	1	0	1	0	0
3	2992-57	Begonia	B. acutifolia Jacquin	Amérique	1	2	2	1	0	1	0	0
4	2087-78	Begonia	B. cubensis Hasskarl (1)	Amérique	1	2	2	1	0	1	0	0
5	2453-59	Begonia	B. cubensis Hasskarl (2)	Amérique	1	1	2	1	0	1	0	0
6	2975-57	Begonia	B. domingensis A. De Candolle	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
7	2830-50	Begonia	B. dominicalis A. De Candolle ex Grisebach	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
8	312-64	Begonia	B. minor Jacquin	Amérique	0	4	2	0	0	1	0	0
9	681-56	Begonia	B. mollicaulis Irmscher	Amérique	0	2	1	?	0	1	0	0
10	2090-78	Begonia	B. paulensis A. De Candolle	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
11	972-52	Begonia	B. schmidtiana Regel	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
12	1769-78	Begonia	B. stipulacea Willdenow	Amérique	1	4	2	1	0	1	0	0
13	1681-53	Begonia	B. subvillosa var. leptotricha L.B. Smith & D.C. Wasshausen	Amérique	0	2	1	?	0	3	0	0
14	2341-54	Coelocentrum	B. masoniana Irmscher	Asie	0	4	2	0	0	1	0	0
15	2107-60	Diploclinium	B. augustinei Hemsley	Asie	0	2	2	0	0	1	0	0
16	1989-80	Diploclinium	B. fenicis Merrill	Asie	0	2	2	0	0	1	0	0
17	2048-39	Donaldia	B. ulmifolia Willdenow	Amérique	1	2	2	0	0	1	0	0
18	3101-57	Enita	B. convolvulacea (Klotzsch) A. De Candolle	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
19	2511-82	Enita	B. fagifolia hort. Petrop. ex Otto & Dietrich	Amérique	1	2	2	1	0	1	0	0
20	6881-39	Ewaldia	B. scharffii J.D. Hooker	Amérique	0	2	3	1	0	1	0	0
21	2848-50	Ewaldia	B. tomentosa Schott	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
22	2008-58	Gaerdtia	B. corallina Carriere	Amérique	1	4	1	?	0	1	0	0
23	2141-54	Gaerdtia	B. lubbersii Morren	Amérique	0	4	1	?	0	1	0	0
24	2266-57	Gaerdtia	B. salicifolia A. De Candolle	Amérique	1	4	1	?	0	1	0	0
25	2618-39	Gaerdtia	B. undulata Schott	Amérique	1	4	1	?	0	1	0	0
26	1860-67	Gireoudia	B. bowerae Ziesenhenne	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
27	1727-57	Gireoudia	B. carolineifolia Regel	Amérique	0	2	1	?	0	1	0	0
28	616-58	Gireoudia	B. conchifolia Dietrich	Amérique	0	4	1	?	0	3	0	0
29	2193-57	Gireoudia	B. fusca Liebmann	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
30	23-38	Gireoudia	B. heracleifolia Schlechtendal & Chamisso var. nigricans J.D. Hooker	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
31	2197-56	Gireoudia	B. hydrocotylifolia Otto ex W.J. Hooker	Amérique	0	1	1	?	0	2	0	0
32	878-46	Gireoudia	B. involucrata Liebmann	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
33	1752-57	Gireoudia	B. kenworthyae Ziesenhenne	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
34	2330-54	Gireoudia	B. lindleyana Walpers	Amérique	0	2	1	?	0	2	0	0
35	3295-40	Gireoudia	B. ludicra A. De Candolle	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
36	1756-57	Gireoudia	B. mazae Ziesenhenne	Amérique	0	4	1	?	0	1	0	0
37	2109-60	Gireoudia	B. metachroa Fotsch	Amérique	0	2	2	1	1	1	0	0
38	2036-39	Gireoudia	B. metallica W.G. Smith	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
39	924-58	Gireoudia	B. multinervia Liebmann	Amérique	0	4	2	0	0	1	0	0
40	1839-46	Gireoudia	B. nelumbiifolia Schlechtendal & Chamisso	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
41	1758-57	Gireoudia	B. phyllomaniaca Martius	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
42	334-57	Gireoudia	B. popenoei Standley	Amérique	0	4	1	?	0	2	0	0
43	2837-50	Gireoudia	B. pruinata (Klotzsch) A. De Candolle	Amérique	0	4	1	?	0	2	0	0
44	4991-37	Gireoudia	B. sarcophylla Liebmann	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
45	2826-50	Gireoudia	B. sparsipila Baker	Amérique	0	2	1	?	0	3	0	0
46	2518-82	Gireoudia	B. stigmosa Lindley	Amérique	0	2	1	?	0	2	0	0
47	2191-57	Gireoudia	B. thiemei C. De Candolle	Amérique	0	2	1	?	0	2	0	0
48	1206-52	Gireoudia	B. venosa Skan ex J.D. Hooker	Amérique	0	1	1	?	0	4	0	0
49	3000-57	Haagea	B. dipetala Graham	Asie	0	4	2	1	0	1	0	0
50	1825-56	Huszia	B. froebelii A. De Candolle	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
51	1739-57	Hydrostyles	B. andina Rusby	Amérique	0	4	1	?	0	1	1	0
52	2829-50	Knesebeckia	B. dichroa Spague	Amérique	0	2	1	?	0	1	0	0
53	3109-57	Knesebeckia	B. ludwigii Irmscher	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
54	2606-81	Knesebeckia	B. olbia Kerchove	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
55	7008-38	Knesebeckia	B. peltata Otto & Dietrich (1)	Amérique	0	2	1	?	0	3	0	0
56	1796-57	Knesebeckia	B. peltata Otto & Dietrich (2)	Amérique	0	2	1	?	0	3	0	0
57	1574-72	Knesebeckia	B. wollnyi Herzog	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
58	2520-82	Knesebeckia	B. yunnanensis Léveillé	Asie	0	4	2	0	0	1	0	0
59	2026-39	Latistigma	B. aconitifolia A. De Candolle	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
60	1576-72	Latistigma	B. platanifolia Schott	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
61	2028-39	Lepsia	B. foliosa Humboldt, Bonpland & Kunth	Amérique	1	1	2	1	0	1	0	0
62	2327-51	Monopteron	B. nepalensis Warburg	Asie	0	4	2	1	1	1	0	0
63	1483-80	Petermannia	B. augustae Irmscher	Asie	1	2	2	0	0	1	0	0
64	1882-58	Petermannia	B. boisiana Gagnepain	Asie	1	4	2	0	0	1	0	0
65	125-61	Petermannia	B. brevirimosa Irmscher	Asie	0	2	2	1	0	1	0	0
66	3121-57	Petermannia	B. serratipetala Irmscher	Asie	0	2	2	0	0	1	0	0

TABLEAU 1 (suite)

	# DE COLLECTION	SECTIONS	ESPECES	CONTINENTS	1	2	3	4	5	6	7	8
67	1728-57	Platicerium	B. cathayana Hemsley	Asie	0	4	2	1	0	1	0	0
68	1746-57	Platycentrum	B. annulata K. Koch	Asie	0	4	2	1	0	1	0	0
69	2180-57	Platycentrum	B. circumlobata Hance	Asie	0	4	2	1	0	1	0	0
70	1883-58	Platycentrum	B. decora Stapf	Asie	0	4	2	0	0	1	0	0
71	2828-50	Platycentrum	B. deliciosa Linden ex Fotsch	Asie	0	4	2	1	1	1	0	0
72	2022-39	Platycentrum	B. diadema Linden ex Rodigas	Asie	0	4	2	1	1	1	0	0
73	2841-50	Platycentrum	B. hatacoa F. Hamilton ex D. Don	Asie	1	2	2	0	0	1	1	0
74	2270-51	Platycentrum	B. megaptera A. De Candolle	Asie	0	4	2	1	1	1	0	0
75	2516-82	Platycentrum	B. palmata D. Don	Asie	0	2	1	?	0	1	0	0
76	1737-57	Pritzelia	B. acetosa Vellozo	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
77	3283-40	Pritzelia	B. acida Vellozo	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
78	1998-80	Pritzelia	B. angularis Raddi	Amérique	1	2	2	1	0	1	0	0
79	1997-80	Pritzelia	B. coccinea W. J. Hooker	Amérique	1	4	1	?	0	1	0	0
80	3296-40	Pritzelia	B. dichotoma Jacquin (1)	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
81	973-52	Pritzelia	B. dichotoma Jacquin (2)	Amérique	0	4	2	0	0	1	0	0
82	2991-57	Pritzelia	B. dietrichiana Irmscher	Amérique	1	2	2	1	0	1	0	0
83	2121-58	Pritzelia	B. echinosepala Regel	Amérique	1	4	2	1	0	1	0	0
84	1743-57	Pritzelia	B. epipsila Brade	Amérique	0	2	1	?	0	4	0	0
85	2189-57	Pritzelia	B. fernando-costae Irmscher	Amérique	0	3	2	1	0	1	0	0
86	2261-57	Pritzelia	B. friburgensis Brade	Amérique	0	3	2	1	0	1	0	0
87	1636-80	Pritzelia	B. gehrtii Irmscher	Amérique	0	4	2	0	0	2	0	0
88	175-38	Pritzelia	B. glabra Aublet	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
89	2097-53	Pritzelia	B. hispida Schott var. cucullifera Irmscher	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
90	1776-68	Pritzelia	B. listada L.B. Smith & D.C. Wasshausen	Amérique	0	2	3	1	0	1	0	0
91	2132-58	Pritzelia	B. obscura Brade	Amérique	1	4	2	1	0	1	0	0
92	2583-59	Pritzelia	B. olsoniae L.B. Smith & B.G. Schubert	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
93	2584-60	Pritzelia	B. parilis Irmscher	Amérique	1	2	1	?	0	1	1	0
94	664-53	Pritzelia	B. ramentacea Paxton	Amérique	0	4	3	1	0	1	0	0
95	2329-54	Pritzelia	B. reniformis Dryander	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
96	1165-54	Pritzelia	B. sanguinea Raddi	Amérique	0	1	1	?	0	2	0	0
97	2184-57	Pritzelia	B. scabrida A. De Candolle	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
98	2717-82	Pritzelia	B. teuscheri Linden	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
99	2106-78	Pritzelia	B. valdensium A. De Candolle	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
100	2835-50	Quadrilobaria	B. odorata Willdenow	Amérique	0	2	2	1	0	1	0	0
101	1479-80	Reichenheimia	B. floccifera Beddome	Asie	0	4	1	?	0	1	1	0
102	2284-54	Reichenheimia	B. goegoensis N.E. Brown	Asie	0	4	2	0	0	1	0	0
103	1777-68	Reichenheimia	B. sudjanae Jansson	Asie	0	4	2	0	0	1	0	0
104	1725-58	Rostrobegonia	B. johnstonii Oliver ex J.D. Hooker	Afrique	0	2	2	1	0	1	0	0
105	923-58	Ruizopavonia	B. carpinifolia Liebmann	Amérique	1	2	2	0	0	1	0	0
106	3103-57	Ruizopavonia	B. estrellensis C. De Candolle	Amérique	1	4	2	1	0	1	0	0
107	857-54	Scheidweileria	B. luxurians Scheidweiler	Amérique	0	4	2	1	0	1	0	0
108	2508-82	Scutobegonia	B. auriculata J. D. Hooker	Afrique	0	4	2	0	0	1	0	0
109	2513-82	Scutobegonia	B. macrocarpa Warburg	Afrique	1	4	2	0	0	1	0	0
110	3984-84	Scutobegonia	B. quadrialata Warburg	Afrique	0	2	2	1	0	1	0	0
111	1882-72	Scutobegonia	B. staudtii Gilg	Afrique	0	2	2	0	0	1	0	0
112	2097-78	Solananthera	B. solananthera A. De Candolle	Amérique	0	4	1	?	0	1	0	0
113	1747-57	Sphenanthera	B. handelii Irmscher	Asie	0	4	2	1	0	1	0	0
114	2331-54	Sphenanthera	B. roxburghii A. De Candolle	Asie	0	4	2	1	0	1	0	0
115	2262-57	Steineria	B. oxyphylla A. De Candolle	Amérique	1	2	1	?	0	1	0	0
116	2377-54	Tetrachia	B. egregia N.E. Brown	Amérique	1	4	2	1	0	1	0	0
118	2800-60	Tetraphila	B. eminii Warburg	Afrique	1	4	1	?	0	1	0	1
119	2333-54	Tetraphila	B. horticola Irmscher	Afrique	1	2	1	?	0	1	0	1
120	1860-59	Tetraphila	B. jussiaeicarpa Warburg	Afrique	1	4	1	?	0	1	0	1
117	1733-57	Tetraphila	B. mannii J.D. Hooker (1)	Afrique	1	2	1	?	0	1	0	1
121	1611-80	Tetraphila	B. mannii J.D. Hooker (2)	Afrique	1	2	1	?	0	1	0	1
122	1480-80	Tetraphila	B. polygonoides J.D. Hooker	Afrique	1	2	1	?	0	1	0	1
123	2030-39	Titelbachia	B. fuchsioides W.J. Hooker	Amérique	1	4	2	1	0	1	0	0
124	2019-39	Trendelenburgia	B. castaneifolia hort. Petrop. ex Otto & Dietrich	Amérique	1	2	2	1	0	1	0	0
125	3099-57	Welbachia	B. aridicaulis Ziesenhenne	Amérique	0	2	1	?	0	2	0	0
126	3292-40	Weilbachia	B. imperialis Lemaire	Amérique	0	4	2	0	0	1	0	0
127	3117-57	Weilbachia	B. purpusii Houghton ex Ziesenhenne	Amérique	0	4	1	?	0	2	0	0
128	1525-80	Weilbachia	B. violifolia A. De Candolle	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
130	1745-57	Ignota	B. munita Irmscher	Amérique	0	2	2	0	0	1	0	0
131	1613-80	Ignota	B. radicans Vellozo	Amérique	1	2	1	?	0	1	0	0
132	1573-72	Ignota	B. seychellensis Hemsley	Afrique	0	4	2	0	0	1	0	0
129	2960-57		Hillebrandia sandwicensis Oliver	Asie	0	4	2	1	0	1	0	0

TABLEAU 1 (suite)

	# DE COLLECTION	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
1	1321-53	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	6–5	0	0	0	0	?	0	0
2	1772-78	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	6–5	0	0	0	0	?	0	0
3	2992-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	?	8–9	?	0	0	0	0	2	1–2	0
4	2087-78	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	?	7–8	?	0	0	0	0	3	1–2	0
5	2453-59	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	?	11–12	?	0	0	0	0	3	2	0
6	2975-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	?	7–6	?	0	0	0	0	1	2–1	0
7	2830-50	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	?	4–3	?	0	0	0	0	2	2–1	0
8	312-64	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	?	11–10	?	0	0	0	0	3	2–1	0
9	681-56	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	1	?	3–4	?	0	0	0	0	?	0	0
10	2090-78	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	?	3–2	?	0	0	1	0	2	1	0
11	972-52	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	?	3–2	?	0	0	0	0	?	0	0
12	1769-78	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2–1	7–6	0	0	0	0	3	1	0
13	1681-53	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	4–5	?	0	0	0	0	?	0	0
14	2341-54	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6–5	0	0	1	0	?	0	0
15	2107-60	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1–2	6–5	0	0	0	0	?	0	0
16	1989-60	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	?	3–2	?	0	0	0	0	3	1–2	0
17	2048-39	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1–2	5–4	0	0	0	0	2	0–1	1
18	3101-57	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	?	2–3	?	0	0	0	0	3	2	1
19	2511-82	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	2–1	?	0	0	0	0	2	1–2	1
20	6881-39	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	2–3	?	0	0	0	0	3	1	0
21	2848-50	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	7–8	?	0	0	0	0	3	2–3	0
22	2008-58	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	6–5	0	0	0	0	?	0	0
23	2141-54	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	5–4	0	0	0	0	?	0	0
24	2266-57	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	6–5	0	0	0	0	?	0	0
25	2618-39	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	5–6	0	0	0	0	?	0	0
26	1860-67	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2–1	7–8	0	0	0	0	3	1	0
27	1727-57	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	7–8	0	0	0	0	3	2	0
28	616-58	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	2–1	7–8	0	0	0	0	3	1–2	0
29	2193-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	?	3–2	?	0	0	0	0	3	1	0
30	23-38	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2–3	?	0	0	0	0	3	1–2	0
31	2197-56	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1–2	6–7	0	0	0	0	1	4–5	0
32	878-46	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	1–2	8–7	0	0	0	0	3	1–2	1
33	1752-57	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	?	2–3	?	0	0	0	0	3	1–2	0
34	2330-54	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	?	0	0	1	0	1–2	6–5	0	0	0	0	2	2–3	0
35	3295-40	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	6–7	0	0	0	0	?	0	0
36	1756-57	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	4–3	?	0	0	0	0	1	1	0
37	2109-60	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	6–5	0	0	0	0	?	0	0
38	2036-39	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	3–2	?	0	0	1	0	3	1–2	0
39	924-58	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	?	8–7	?	0	0	0	0	3	1–2	1
40	1839-46	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	2–1	6–7	0	0	0	0	3	1	0
41	1758-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	?	1–2	5–6	0	0	0	1	?	0	0
42	334-57	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	?	0	0	1	1	1–2	7–8	0	0	0	0	3	3–2	0
43	2837-50	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	?	2–1	6–5	0	0	0	0	3	2–1	0
44	4991-37	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1–2	6–5	1	0	0	0	2	0–1	1
45	2826-50	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	8–7	0	0	0	0	3	1–2	0
46	2518-82	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	?	0	0	0	?	2–1	7–8	0	0	0	0	2	1	0
47	2191-57	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	6–7	0	0	0	0	3	1–2	0
48	1206-52	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	7–6	?	0	0	0	0	1	5–7	0
49	3000-57	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	4–5	0	0	0	0	?	0	0
50	1825-56	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1–2	6–7	1	0	0	0	?	0	0
51	1739-57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	1	?	5–4	?	0	0	0	0	3	1	0
52	2829-50	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	7–8	0	0	0	0	?	0	0
53	3109-57	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	5–4	0	0	0	0	?	0	0
54	2606-81	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	4–5	0	0	0	0	?	0	0
55	7008-38	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	2–1	?	0	0	0	0	3	2–3	0
56	1796-57	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	?	1–2	7–6	0	0	0	0	3	1–2	0
57	1574-72	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	4–5	0	0	0	0	?	0	0
58	2520-82	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4–5	0	0	0	0	?	0	0
59	2026-39	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	5–6	0	0	0	0	?	0	0
60	1576-72	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	6–7	0	0	0	0	?	0	0
61	2028-39	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	?	4–3	?	0	0	0	0	1	1–2	0
62	2327-51	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	6–5	0	0	0	0	?	0	0
63	1483-80	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	6–5	0	0	0	0	?	0	0
64	1882-58	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1–2	6–5	0	0	0	0	?	0	0
65	125-61	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	5–6	0	0	0	0	?	0	0
66	3121-57	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	6–7	0	0	0	0	?	0	0

TABLEAU 1 (suite)

	# DE COLLECTION	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
67	1728-57	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	6—7	1	0	0	0	?	0	0
68	1746-57	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	6—7	0	0	0	0	?	0	0
69	2180-57	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	5—6	0	0	0	0	?	0	0
70	1883-58	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6—5	0	0	0	0	?	0	0
71	2828-50	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5—6	0	0	0	0	?	0	0
72	2022-39	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6—5	0	0	0	0	?	0	0
73	2841-50	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	6—7	0	0	0	0	?	0	0
74	2270-51	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6—5	0	0	0	0	?	0	0
75	2516-82	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	1	1	1	1	1—2	4—5	0	0	0	0	?	0	0
76	1737-57	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	2—3	?	0	0	0	0	3	2	1
77	3283-40	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	6—7	0	0	0	0	?	0	1
78	1998-80	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1—2	7—6	0	0	0	0	3	1	0
79	1997-80	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	6—7	0	0	0	0	?	0	0
80	3296-40	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1—2	6—5	0	0	0	1	?	0	1
81	973-52	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1—2	6—5	0	0	0	0	1	1	1
82	2991-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	6—5	0	0	0	0	?	0	0
83	2121-58	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	1—2	6—7	0	0	0	0	1	1	0
84	1743-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	?	3—2	?	0	0	0	0	3	3—6	0
85	2189-57	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	1—2	7—8	0	1	0	0	3	1—2	0
86	2261-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	5—4	?	0	0	0	0	3	2—3	0
87	1636-80	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	2—1	7—6	0	0	1	0	3	1—2	0
88	175-38	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	?	2—3	?	0	0	0	0	3	1—2	1
89	2097-53	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	4—5	?	0	0	1	0	2	1	0
90	1776-68	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	2—1	7—6	0	0	0	0	3	1—2	0
91	2132-58	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1—2	6—7	0	0	0	0	1	1—2	0
92	2583-59	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	3—4	?	0	0	0	0	3	2	0
93	2584-60	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	6—7	0	0	0	0	3	1—2	0
94	664-53	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	2—3	?	0	0	0	0	3	2—3	0
95	2329-54	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	5—6	1	0	0	0	2	1	1
96	1165-54	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	5—4	?	0	0	0	0	1	3—2	0
97	2184-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1—2	5—6	0	0	0	0	?	0	1
98	2717-82	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	5—6	0	0	0	0	?	0	0
99	2106-78	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	2—1	7—8	0	0	1	0	2	1—2	1
100	2835-50	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	?	5—4	?	0	0	0	1	1	1—0	0
101	1479-80	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	5—4	?	0	1	0	0	3	4—6	0
102	2284-54	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1—2	6—7	0	0	0	0	?	0	0
103	1777-68	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	2—3	?	0	0	0	1	?	0	0
104	1725-58	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1—2	5—4	0	0	0	0	?	0	0
105	923-58	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	?	2—3	?	0	0	0	0	?	0	0
106	3103-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	?	3—2	?	0	0	0	0	?	0	0
107	857-54	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	5—6	0	0	1	0	2	1	0
108	2508-82	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1—2	7—6	0	0	0	0	3	2	0
109	2513-82	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2—3	?	0	0	0	0	2	1—2	0
110	3984-84	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	4—5	0	0	0	0	?	0	0
111	1882-72	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6—5	0	0	0	0	?	0	0
112	2097-78	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1	6—5	0	0	0	0	?	0	0
113	1747-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	4—5	0	0	0	0	?	0	0
114	2331-54	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	5—6	0	0	0	0	?	0	0
115	2262-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	6—6	0	0	1	0	2	1	0
116	2377-54	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	?	4—3	?	0	0	1	0	1	2—1	1
118	2800-60	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	?	0	0	0	?	3—2	?	0	0	0	0	3	1—2	0
119	2333-54	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	4—3	?	0	0	0	0	1	3	0
120	1860-59	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	1	8—7	?	0	0	0	0	1	3—6	0
117	1733-57	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	3—4	?	0	0	0	0	2	1—2	0
121	1611-80	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	?	2—3	?	0	0	0	0	3	1—2	0
122	1480-80	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	?	6—5	?	0	0	0	0	3	4—2	0
123	2030-39	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	?	8—9	?	0	0	0	0	1	1—2	0
124	2019-39	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2—1	6—7	0	0	0	0	3	1	0
125	3099-57	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1—2	7—8	0	0	0	0	3	1	0
126	3292-40	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	1	8—6	0	0	0	0	?	0	0
127	3117-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	1—2	6—7	0	1	0	0	3	1	0
128	1525-80	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6—5	0	0	0	0	?	0	0
130	1745-57	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	2—1	5—6	0	0	0	0	3	3—2	0
131	1613-80	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	?	0	1	1	?	3—4	?	0	0	0	0	3	1—2	1
132	1573-72	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	4—5	0	0	0	0	?	0	0
129	2960-57	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1—2	4—3	0	0	0	0	?	0	0

TABLEAU 1 (suite)

	# DE COLLECTION	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
1	1321-53	0	0	0	0	0	0	1	1	1	101	68	37	29	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
2	1772-78	0	0	0	0	0	0	0	1	1	92	73	45	31	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
3	2992-57	0	0	0	0	1	0	0	0	1	90	62	38	24	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
4	2087-78	0	0	0	0	0	0	0	1	1	82	59	41	31	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
5	2453-59	0	0	0	0	1	0	1	1	1	71	48	33	24	2	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0
6	2975-57	0	0	0	1	1	0	0	0	1	59	41	30	22	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
7	2830-50	0	0	0	0	0	0	0	0	1	56	41	30	23	1	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0
8	312-64	0	0	0	0	0	0	1	0	1	53	40	27	20	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
9	681-56	0	0	0	0	1	0	0	1	0	158	115	35	25	2	1	0	0	0	0	0	1	1	2	0
10	2090-78	0	1	1	1	1	0	0	0	1	74	54	32	26	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
11	972-52	0	0	0	1	1	0	0	1	0	187	147	37	28	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
12	1769-78	0	0	1	0	0	0	1	1	1	83	67	37	25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
13	1681-53	0	0	0	1	1	0	0	1	0	229	157	38	28	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
14	2341-54	0	0	0	0	1	0	0	1	1	62	47	37	26	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
15	2107-60	0	0	0	0	0	0	0	1	0	80	59	43	29	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
16	1989-80	0	0	0	0	0	0	0	1	1	64	47	45	28	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
17	2048-39	0	0	0	0	0	0	1	1	0	70	51	36	27	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
18	3101-57	0	0	0	0	0	0	1	0	1	56	42	28	20	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
19	2511-82	0	0	0	0	1	0	0	0	1	50	38	29	20	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
20	6881-39	0	0	0	0	0	0	1	0	1	78	59	37	26	2	1	1	0	0	1	0	1	0	3	0
21	2848-50	0	1	0	0	1	0	1	0	1	106	78	36	28	2	1	1	0	0	0	0	0	0	3	0
22	2008-58	0	0	0	1	1	0	0	0	1	108	88	48	35	1	1	1	0	0	0	0	0	0	3	0
23	2141-54	0	0	0	1	0	0	0	1	0	79	67	37	27	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0
24	2266-57	0	0	0	1	1	0	0	0	1	91	76	43	32	1	0	1	1	0	0	0	0	0	3	0
25	2618-39	0	0	0	1	1	0	0	0	1	99	74	42	29	1	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0
26	1860-67	0	0	0	0	1	0	0	1	0	58	48	34	26	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
27	1727-57	0	0	0	0	1	0	0	1	0	58	40	44	31	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
28	616-58	0	0	0	0	1	0	1	0	0	69	54	32	24	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
29	2193-57	0	0	0	0	1	0	0	0	1	72	53	40	27	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
30	23-38	0	0	0	0	1	0	1	1	1	63	49	37	25	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
31	2197-56	0	0	0	0	1	0	1	1	0	76	57	37	27	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
32	878-46	0	0	0	0	1	0	1	0	0	65	46	39	25	1	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0
33	1752-57	0	0	0	0	0	0	0	1	0	135	98	37	27	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
34	2330-54	0	0	0	0	1	0	0	1	1	70	54	38	25	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
35	3295-40	0	0	0	0	1	0	0	0	1	83	66	35	23	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
36	1756-57	0	0	0	1	1	0	1	0	1	71	54	30	22	2	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0
37	2109-60	0	0	0	0	1	0	0	0	1	91	72	44	28	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
38	2036-39	0	0	0	0	1	0	1	1	1	44	32	33	24	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
39	924-58	0	0	0	0	1	0	1	0	1	62	43	38	26	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0
40	1839-46	0	0	0	0	1	1	0	1	0	58	43	34	23	3	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0
41	1758-57	0	0	0	0	1	0	1	0	1	86	66	35	24	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
42	334-57	0	0	0	0	1	0	1	1	1	65	48	37	26	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
43	2837-50	0	0	0	0	1	0	1	0	0	76	58	35	28	2	1	0	0	0	0	0	1	0	3	0
44	4991-37	0	0	0	0	0	0	1	0	1	70	48	35	26	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
45	2826-50	0	0	0	0	1	0	1	0	1	59	45	39	27	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
46	2518-82	0	0	0	1	1	0	0	1	1	44	38	36	26	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
47	2191-57	0	0	0	0	0	0	1	1	0	63	45	37	23	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
48	1206-52	0	1	0	0	1	0	0	1	1	86	65	39	31	2	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0
49	3000-57	0	0	0	0	0	0	1	1	0	86	58	42	31	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
50	1825-56	0	0	0	0	0	0	0	1	0	101	79	42	39	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
51	1739-57	0	0	0	0	1	0	0	0	1	145	110	39	31	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
52	2829-50	0	0	0	1	1	0	0	0	1	125	88	51	32	3	1	1	0	0	0	0	0	0	3	0
53	3109-57	0	0	0	0	0	0	1	1	0	57	46	39	30	2	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0
54	2606-81	0	0	0	0	0	0	0	1	1	66	52	35	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
55	7008-38	0	0	0	0	1	0	0	1	0	84	63	33	28	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
56	1796-57	1	0	0	1	1	0	1	1	0	48	32	38	27	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
57	1574-72	0	0	0	0	0	0	1	1	0	45	30	39	29	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
58	2520-82	0	0	0	0	0	0	0	0	1	91	68	41	31	2	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0
59	2026-39	0	0	0	0	0	0	0	0	1	91	68	36	28	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
60	1576-72	0	0	0	1	0	0	1	0	0	79	61	39	29	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	0
61	2028-39	0	0	0	0	0	0	0	1	1	47	34	33	23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
62	2327-51	0	0	0	1	1	0	1	0	0	68	54	41	28	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1
63	1483-80	0	0	0	0	0	0	0	1	0	50	41	47	32	2	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
64	1882-58	0	0	0	1	1	0	0	0	1	56	40	39	26	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0
65	125-61	0	0	0	0	0	0	0	1	0	75	57	43	27	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
66	3121-57	0	0	0	0	0	0	1	1	0	63	43	55	32	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0

Tableau 1 (suite)

	# DE COLLECTION	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
67	1728-57	0	0	0	1	1	0	0	1	0	49	38	34	26	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
68	1746-57	0	0	0	0	1	0	0	0	1	53	42	35	26	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1
69	2180-57	0	0	0	1	1	0	0	0	1	90	67	33	25	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
70	1883-58	0	0	0	0	1	0	0	1	1	62	47	38	25	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
71	2828-50	0	0	0	1	1	0	0	0	1	43	35	37	26	2	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0
72	2022-39	0	0	0	1	1	0	0	0	1	65	50	38	27	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
73	2841-50	0	0	0	0	1	0	0	0	1	60	47	36	23	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
74	2270-51	0	0	0	0	1	0	0	1	1	39	30	30	22	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
75	2516-82	0	0	0	0	1	0	0	1	0	143	95	44	31	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
76	1737-57	0	0	0	0	1	0	1	0	1	96	65	33	23	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
77	3283-40	0	0	0	0	0	0	0	0	1	72	52	34	23	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
78	1998-80	0	1	1	0	0	0	0	1	1	76	57	41	30	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
79	1997-80	0	0	0	1	1	0	0	0	1	114	95	39	27	1	1	1	0	0	0	0	0	0	3	0
80	3296-40	0	0	0	0	1	0	0	1	1	121	83	39	26	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
81	973-52	0	0	0	0	0	0	0	1	1	72	52	37	27	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
82	2991-57	0	0	0	0	1	0	0	1	1	78	61	34	24	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
83	2121-58	0	1	0	0	0	0	1	1	1	72	55	33	26	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
84	1743-57	1	0	0	0	1	0	0	1	1	48	36	38	27	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
85	2189-57	0	0	0	0	1	0	0	1	1	126	95	44	28	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
86	2261-57	1	0	0	0	1	0	1	1	0	48	37	36	25	2	1	0	0	0	0	0	1	0	3	0
87	1636-80	0	0	1	0	0	0	0	0	1	87	58	40	27	2	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
88	175-38	0	0	0	0	1	0	1	0	1	56	43	27	20	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
89	2097-53	0	0	0	0	1	0	1	1	1	60	41	34	22	1	1	1	0	0	0	0	1	0	3	0
90	1776-68	1	0	0	0	1	0	0	1	1	84	67	34	24	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
91	2132-58	0	0	0	0	1	0	0	1	1	74	60	38	24	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
92	2583-59	1	0	0	0	0	0	1	1	1	87	67	32	20	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
93	2584-60	0	1	1	0	1	0	0	0	1	52	40	39	29	2	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0
94	664-53	0	0	0	0	1	0	0	1	1	46	33	35	24	2	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0
95	2329-54	0	0	0	0	0	0	0	0	1	76	51	35	24	2	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0
96	1165-54	1	0	0	0	1	0	1	0	1	59	47	35	24	2	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0
97	2184-57	0	0	0	0	1	0	1	1	1	77	59	34	25	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
98	2717-82	0	0	0	0	0	0	0	0	1	83	67	43	31	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
99	2106-78	0	0	0	0	1	0	0	1	0	35	27	37	27	2	1	0	0	0	1	0	1	1	3	0
100	2835-50	0	0	0	0	0	0	1	1	0	83	64	34	25	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
101	1479-80	0	0	0	1	1	0	1	0	1	43	35	38	24	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
102	2284-54	0	0	0	1	1	0	1	1	1	71	62	43	29	3	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0
103	1777-68	0	0	0	0	1	0	0	0	1	94	74	39	23	1	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0
104	1725-58	0	0	0	0	0	0	0	0	1	119	93	48	34	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
105	923-58	1	0	0	1	1	0	0	1	1	86	65	36	22	2	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0
106	3103-57	1	0	0	1	1	0	0	1	1	93	71	36	23	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0
107	857-54	0	1	1	0	0	0	0	0	1	58	45	29	19	1	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0
108	2508-82	0	0	0	0	1	0	1	1	0	100	65	39	27	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
109	2513-82	0	1	0	0	1	0	0	1	1	82	50	30	20	1	0	1	0	0	0	0	0	1	3	0
110	3984-84	0	0	0	0	1	0	0	1	0	92	72	46	33	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
111	1882-72	0	0	0	0	1	0	0	1	0	93	78	41	29	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
112	2097-78	0	0	0	1	1	0	1	0	1	88	75	40	27	2	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0
113	1747-57	0	0	0	1	1	0	0	0	0	78	62	38	27	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1
114	2331-54	0	0	0	0	1	0	0	0	1	44	33	33	23	3	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1
115	2262-57	0	1	1	0	1	0	1	1	1	42	30	29	21	1	0	1	0	0	1	0	1	0	2	0
116	2377-54	0	0	0	0	0	0	1	0	1	62	43	35	27	2	1	0	0	0	0	0	1	0	3	0
118	2800-60	0	0	0	0	0	0	1	0	1	45	35	30	21	2	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
119	2333-54	0	0	0	0	1	0	0	0	1	48	37	30	22	2	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0
120	1860-59	0	0	0	0	1	0	0	0	1	68	52	28	21	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0
117	1733-57	0	0	0	0	1	0	0	0	1	57	42	31	21	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0
121	1611-80	0	0	0	1	1	0	0	0	1	47	35	32	21	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
122	1480-80	0	0	0	1	1	0	0	0	1	67	54	31	25	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0
123	2030-39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	64	50	41	27	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
124	2019-39	0	1	1	0	1	0	1	1	0	77	61	39	25	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0
125	3099-57	0	0	0	0	0	0	1	1	0	44	32	32	27	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
126	3292-40	0	0	1	0	1	1	0	0	1	64	47	32	21	2	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
127	3117-57	0	0	0	0	1	0	1	1	0	57	42	32	24	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
128	1525-80	0	0	1	1	1	1	0	0	1	76	63	32	21	2	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
130	1745-57	0	1	0	0	1	0	0	0	1	61	46	35	25	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
131	1613-80	0	0	0	0	1	0	0	0	1	49	36	28	16	3	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0
132	1573-72	0	0	0	0	0	0	0	1	0	68	49	37	28	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
129	2960-57	0	0	0	0	0	0	0	1	0	80	53	50	38	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0

Mentionnons enfin que les *B. mollicaulis, B. schmidtiana* et *B. subvillosa* var. *leptotricha* ont de très larges cellules adaxiales par rapport aux autres composants de la section et du genre.

Section Gaerdtia (4 UTO/3 à nervation pennée).

Les membres de cette section, homogène par de nombreux caractères, se caractérisent par le contour droit des parois anticlines de l'épiderme, par la présence d'une ornementation à la marge et aux deux faces du limbe, de stomates solitaires, de poils glandulaires du type globulaire enfoncés, de nervures secondaires visibles à la fois des deux côtés du limbe et de cellules isodiamétrales de l'épiderme du pétiole.

Toutefois le *B. lubbersii*, à nervation palmée, se singularise par la présence de cristaux octaèdres dans le pétiole, de cristaux prismatiques allongés dans le pétiole et le limbe, de papilles à la marge et du côté adaxial, par l'absence de druses et de sclérites filiformes dans le limbe foliaire et par un nombre de cellules annexes d'environ huit.

Les *B. salicifolia* et *B. undulata* ont en commun la présence d'une assise de cellules chlorophylliennes sous le collenchyme du pétiole. Cette structure n'apparaît nulle part ailleurs dans les espèces observées dans la section ou le genre.

Section Gireoudia (23 UTO à nervation palmée).

Il s'agit d'une large section dans laquelle peu de caractères semblent constants. Cependant, on observe que les parois anticlines des cellules des faces adaxiale et abaxiale sont droites. On reconnaît, chez les espèces de cette section, des poils glandulaires cruciformes en position normale sur l'épiderme, des stomates du type régulier, des émergences pour la plupart à cellules évaginées, des sclérites filiformes, des cristaux octaèdres et des druses dans le pétiole, des pneumathodes et un collenchyme surtout triangulaire. Ajoutons des nervures secondaires saillant soit du côté abaxial soit des deux côtés à la fois, un hypoderme aux cellules plus hautes que larges et de deux à six stomates par plage.

Chez neuf espèces, des trichomes roux sont présents (les quatre états du caractère sont observés dans cette section) ; chez le *B. metallica* on observe un épiderme multiple et chez le *B. nelumbiifolia*, des sclérites pénétrant les émergences. Seul le *B. venosa* semble avoir quelques caractères singuliers. Il s'agit de la position enfoncée des poils glandulaires courts, de cystotyles bruns, de trichomes roux constitués de longs fouets groupés sans cellules podales, de druses dans le parenchyme et le collenchyme du pétiole ; il n'a pas de pneumathodes et de nervures secondaires saillantes ; ses feuilles étant charnues.

Section Pritzelia (24 UTO/6 à nervation pennée).

Cette vaste section possède les états de caractères suivants : contour droit des cellules adaxiales et abaxiales, stomates du type régulier surtout, poils glandulaires le plus souvent superficiels, émergences à cellules évaginées, rarement ramifiées (*B. listada* et *B. ramentacea*), druses dans le limbe, ornementation à la marge, environ six cellules annexes, poils glandulaires cruciformes, pneumathodes, collenchyme triangulaire, rarement rectangulaire (*B. coccinea, B.*

hispida var. *cucullifera* et *B. reniformis*), cellules épidermiques du pétiole isodiamétrales ou plus longues que hautes et présence de druses dans le pétiole. Enfin, notons la présence chez seize espèces de cystotyles dont huit du type blanc, cinq du type gris et trois du type brun (*B. angularis, B. echinosepala* et *B. parilis*).

Le *B. angularis* s'écarte du groupe avec six états de caractère uniques au sein de la section. Ce sont les poils glandulaires globulaires dans des dépressions du limbe, la présence d'astérosclérites et de cystotyles bruns, et l'absence de sclérites filiformes et de pneumathodes.

Section Weilbachia (4 UTO à nervation palmée).

Les espèces de cette section ont en commun : présence d'un contour droit pour tous les types de cellules, de poils glandulaires cruciformes superficiels alors que les autres types sont absents, d'un collenchyme triangulaire et d'un hypoderme à cellules plus hautes que longues. Enfin, les nervures secondaires saillent à la face adaxiale ou à la fois des deux côtés.

Indiquons la présence de sclérites filiformes pénétrant les émergences chez le *B. imperialis* et d'une ornementation de la cuticule à la marge et sur les deux faces de la feuille du *B. purpusii*. Cette dernière espèce a aussi des stomates à la face adaxiale, caractère peu répandu chez les *Begoniaceae*.

SECTION AMÉRICAINE ET ASIATIQUE

Section Knesebeckia (6 UTO américaines/1 asiatique, toutes à nervation palmée).

Les caractères distinctifs de la section *Knesebeckia* sont la présence de poils glandulaires curviformes (quatre espèces), de cristaux prismatiques dans le limbe, d'une ornementation à la marge et sur les émergences, de druses dans le pétiole, d'un collenchyme surtout triangulaire, de pneumathodes et de cellules de l'épiderme du pétiole de forme allongée ; les nervures secondaires saillent du côté abaxial ou des deux côtés. Cette section comprend des espèces à stomates solitaires à environ huit cellules annexes, sauf le *B. peltata* dont les stomates sont groupés.

Signalons la présence de cellules aquifères à paroi secondaire réticulée chez le *B. yunnanensis*, seule espèce examinée de la section qui soit d'origine asiatique. Le *B. dichroa* se détache du reste des espèces de la section par la présence de druses dans le limbe et dans le parenchyme et le collenchyme du pétiole, de brachysclérites dans le limbe, par l'absence de cristaux prismatiques allongés dans le limbe, par le collenchyme rectangulaire, les cellules épidermiques du pétiole plus hautes que larges, les poils glandulaires cruciformes enfoncés, les cellules de l'épiderme adaxial dépassent en longueur et en largeur celles des autres espèces et par un nombre de cellules annexes d'environ quatre.

SECTIONS ASIATIQUES

Section Petermannia (4 UTO/2 à nervation pennée).

Pour cette section, les états de caractères suivants sont homogènes : cellules à contours droits, présence d'émergences à cellules normales (sauf le *B. brevirimosa*), présence d'un collenchyme triangulaire, de druses dans le parenchyme du pétiole et de poils glandulaires cruciformes en position normale sur le limbe tandis que les autres types sont absents. Le nombre de cellules annexes varie autour de six.

Quoique les espèces étudiées aient plusieurs ressemblances, le *B. boisiana* s'en écarte par quelques caractères, dont les plus importants sont la présence de brachysclérites dans le limbe et le pétiole, de druses et de sclérites filiformes dans le limbe et l'absence de cristaux prismatiques allongés dans le limbe et de papilles à la marge. Ajoutons à ceux-ci, un nombre de stomate par plage variant de deux à six, alors que les trois autres espèces de la section ont des stomates solitaires. De plus les nervures secondaires saillent à la fois des deux côtés et non seulement du côté abaxial. Enfin le contour des cellules adaxiales est sinueux.

Section Platycentrum (8 UTO/1 à nervation pennée).

Nous retrouvons, chez les espèces de cette section, les états de caractère homogènes qui suivent : parois anticlines des cellules de l'épiderme droites, papilles adaxiales sauf chez le *B. hatacoa*, présence de sclérites filiformes et de druses dans le limbe, de nervures secondaires saillant des deux côtés, si ce n'est du *B. hatacoa* où elles ne ressortent que du côté abaxial, de pneumathodes et de collenchyme triangulaire. Le type stomatique est régulier, les poils glandulaires (sauf chez le *B. hatacoa*) sont en position superficielle et les stomates solitaires ont un nombre de cellules annexes d'environ six.

Le *B. palmata* s'éloigne nettement des autres espèces par des cellules au contour sinueux pour les trois types, par la présence de poils glandulaires longs, du type irrégulier des stomates, de cristaux prismatiques allongés et de cristaux octaèdres dans le pétiole, et par l'absence d'émergences et de druses dans le limbe. Les nervures secondaires qui saillent du côté abaxial seulement, le nombre de stomates par plage qui varie entre deux et six, celui des cellules annexes d'environ quatre et la dimension plus grande des cellules adaxiales et de garde augmentent le nombre de disparités avec les autres espèces de la section.

Section Reichenheimia (3 UTO à nervation palmée).

Cette section, mal représentée dans notre étude (3 espèces sur 38 ; Barkley, 1972), offre des états de caractère très similaires : contour des cellules droit, sclérites filiformes, cristaux octaèdres dans le pétiole, druses dans le limbe, pneumathodes, nervures secondaires saillant à la fois des deux côtés et nombre de stomates par plage entre deux et six.

Des trois espèces, le *B. floccifera* se différencie par neuf caractères qui sont l'absence de poils glandulaires cruciformes, la présence de poils glandulaires du type globulaire, l'absence d'émergences, de papilles adaxiales, de brachysclérites au sein du pétiole, la présence de stomates à la face adaxiale, d'une ornementation à la marge et du côté abaxial, d'un hypoderme à plusieurs assises et d'un épiderme pétiolaire aux cellules allongées.

SECTIONS AFRICAINES

Section Scutobegonia (4 UTO/1 à nervation pennée).

Le contour droit de tous les types de cellules, les poils glandulaires superficiels, la présence de sclérites filiformes, d'émergences, de cristaux prismatiques allongés dans le limbe et de nervures secondaires saillant à la face abaxiale ou sur les deux faces constituent les états de caractère homogènes de la section.

Le *B. macrocarpa* s'éloigne des autres espèces par ses feuilles à nervation pennée, par la présence de cystotyles bruns, de druses dans le limbe et le pétiole, d'un collenchyme rectangulaire et par l'absence de cristaux octaèdres dans le pétiole. De plus cette espèce a de petites cellules dans l'épiderme adaxial et celles du pétiole sont isodiamétrales.

Section Tetraphila (6 UTO à nervation pennée).

Outre le type de nervation pennée observée chez toutes les espèces de la section, on remarque un contour droit pour tous les types de cellules, la présence de sécrétions sphériques, de trichomes lépido-étoilés, de poils glandulaires globulaires en position superficielle, de druses dans le limbe et de pneumathodes. Les autres états sont : collenchyme surtout triangulaire, ornementation à la marge et sur les faces adaxiale et abaxiale, nervures secondaires saillant soit du côté abaxial soit des deux côtés, épiderme pétiolaire à cellules isodiamétrales, nombre de stomates par plage variant de deux à six, type cruciforme pour les poils glandulaires et druses dans le parenchyme du pétiole.

Les espèces de cette section divergent peu les unes des autres ; il s'agit de la section la mieux définie, dont les caractères distinctifs sont : trichomes lépido-étoilés, sécrétions sphériques que l'on rencontre ailleurs seulement chez les espèces américaines, *B. aconitifolia, B. convolvulacea, B. platanifolia* et *B. ludwigii*, et présence de poils glandulaires courts de type globulaire qui, parmi les poils glandulaires courts, est le type le moins fréquent.

CONCLUSION

Caractères. — Des quelques soixante caractères étudiés, certains demandent à être réinterprétés à la lumière d'études ontogéniques. Il en est ainsi des divers types de poils glandulaires courts qui, dans cette étude, ont été considérés comme autant de caractères distincts. Mais peut-être font-ils partie d'une seule série morphologique et doivent-ils alors être interprétés comme les états multiples d'un seul caractère ? De même, les trichomes ramifiés pourraient dériver des trichomes roux (type 4) et constituer l'état ancestral des trichomes lépido-étoilés.

Sections. — En examinant plus spécifiquement les onze sections les mieux représentées, nous nous rendons compte que certains caractères apparaissent dans la plupart d'entre elles, ce qui diminue leur pouvoir discriminant, sans pourtant leur enlever toute valeur phylogéni-

que ; ce sont le contour des cellules, la présence de druses, le type d'épiderme, les poils glandulaires courts du type cruciforme, la position des poils glandulaires courts, le type de nervure secondaire et les émergences.

Quant aux caractères uniques et distinctifs, ils sont peu nombreux, voire inexistants, dans plusieurs sections : *Begonia, Gaerdtia, Gireoudia, Knesebeckia, Petermannia, Platycentrum, Pritzelia, Reichenheimia, Scutobegonia* et *Weilbachia*. La section *Tetraphila* se distingue par les caractères suivants : trichomes lépido-étoilés et sécrétions sphériques. Insistons aussi sur la présence de poils glandulaires courts globulaires, de cellules de l'épiderme du pétiole isodiamétrales et sur le nombre de stomates par plage variant autour de quatre. Cette dernière section nous semble la mieux définie. Des onze sections discutées, il s'agit de la seule section africaine avec la section *Scutobegonia*.

Enfin, d'autres caractères tels que les poils glandulaires courts allongés, les hydathodes limbaires, les types de cystotyles, les différents types de sclérites, sauf les sclérites filiformes, les différents types de cristaux, à l'exception des druses et des cristaux octaèdres, les papilles en général et les trichomes roux ne viennent pas caractériser l'une ou l'autre des onze sections, mais se répartissent en apparence de façon aléatoire, pour autant que notre échantillonnage soit représentatif.

Cette liste de caractères de la micromorphologie foliaire montre la diversité qui existe au sein des *Begoniaceae*, diversité riche de données qui pourront aider à établir une classification naturelle des *Begoniaceae*. Ces caractères ont été observés sur plus de 120 espèces et l'on peut penser que d'autres viendront s'ajouter après l'observation des quelques 900 autres taxons de la famille. Par exemple, une étude de taxonomie numérique (CUERRIER et al., 1990) fondée sur ces caractères montre que les sections d'un même continent sont plus proches entre elles qu'elles ne le sont des sections des autres continents. D'autres conclusions taxonomiques pourront sans doute se dégager d'études ultérieures.

REMERCIEMENTS : Les auteurs remercient Charles BERTRAND et Christiane MORISSET pour leur aide technique, Trefflé COURCHESNE, horticulteur, pour ses services, Anne CHARPENTIER pour les dessins et le Dr. Joachim VIETH pour la traduction des termes botaniques allemands et pour nous avoir mis sur la piste de travaux pertinents. Ce travail a bénéficié d'un octroi (EQ-2334) du fonds FCAR de la province de Québec.

BIBLIOGRAPHIE

ABU-ASAB, M. S. & CANTINO, P. D., 1987. — Phylogenetic implications of leaf anatomy in subtribe *Melittidinae* (*Labiatae*) and related taxa. *J. Arnold Arbor.* 68 : 1-34.

AL-RAIS, A. H., MYERS, A. & WATSON, L., 1971. — The isolation and properties of oxalate crystals from plants. *Ann. Bot.* 35 : 1213-1218.

BAAS, P., 1975. — Vegetative anatomy and the affinities of *Aquifoliaceae, Sphenostemon, Phelline*, and *Oncotheca*. *Blumea* 22 : 311-407.

BARANOV, A. & BARKLEY, F. A., 1974. — *The Sections of the Genus Begonia*. Northeastern Univ., Boston, 28 p.

BARKLEY, F. A., 1972. — *Begoniaceae*. The genera, sections and known species of each. *The Buxtonian* 1 suppl. 4 : 1-20.

BARKLEY, F. A. & GOLDING, J., 1974. — *The Species of the Begoniaceae*. Northeastern Univ., Boston, 144 p.

BARKLEY, F. A. & HOZID, B., 1971. — Leaf anatomy of *Begonia*. *The Begonian* 38 : 135-142.

BARTHLOTT, W. & VOIT, G., 1979. — Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der *Cactaceae* : Ein raster-elektronen-mikroskopischer Überblick. *Plant Syst. Evol.* 132 : 205-229.

BOGHDAN, K. S. & BARKLEY, F. A., 1969. — *Begonia* trichomes. *The Begonian* 36 : 130-132.

BOGHDAN, K. S. & BARKLEY, F. A., 1972. — Stomatal patterns in the genus *Begonia*. *Phytologia* 23 : 327-333.

BONE, R. A., LEE, D. W. & NORMAN, J. M., 1985. — Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. *Applied Optics* 24 : 1408-1412.

BONGERS, J. M., 1973. — Epidermal leaf characters of the *Winteraceae*. *Blumea* 21 : 381-411.

BROUILLET, L., BERTRAND, C., CUERRIER, A. & BARABÉ, D., 1987. — Les hydathodes des genres *Begonia* et *Hillebrandia* (*Begoniaceae*). *Canad. J. Bot.* 65 : 34-52.

BURT-UTLEY, K., 1984. — Studies on middle american *Begonia* (*Begoniaceae*) I. *Brittonia* 36 : 232-235.

BURT-UTLEY, K., 1985. — A revision of central american species of *Begonia* section *Gireoudia* (*Begoniaceae*). *Tulane Studies Zool. Bot.* 25 : 1-131.

BURT-UTLEY, K., 1986. — Studies on middle american *Begonia* (*Begoniaceae*) II. *Brittonia* 38 : 333-339.

CANDOLLE, A. DE, 1859. — Mémoire sur la famille des Bégoniacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 4, vol. 11 : 93-149.

CANDOLLE, A. DE, 1864. — *Prodomus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* (*Begoniaceae*). Pars 15, sectio 1 : 266-408. Victoris Masson et fils, Paris.

CUERRIER, A., BROUILLET, L. & BARABÉ, D., 1990. — Numerical taxonomic study of the *Begoniaceae* using the Mantel test on leaf microcharacters. *Taxon* 39 : 549-560.

CUERRIER, A., BROUILLET, L. & BARABÉ, D., 1990 (publ. 1991). — Analyse taxonumérique des caractères foliaires des *Begoniaceae*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 12, sect. B, *Adansonia*, nos 3-4 : 337-353.

CUTLER, D. F., 1984. — Systematic anatomy and embryology — Recent developments. *In* : HEYWOOD, V. H. & MOORE, D. M., éd., *Current Concepts in Plant Taxonomy* : 107-133. Academic Press, London.

DEHNEL, G. S., 1961. — Abnormal stomatal development in foliage leaves of *Begonia aridicaulis*. *Amer. J. Bot.* 48 : 129-133.

DILCHER, D. L., 1974. — Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40 : 1-157.

FELLERER, C., 1892. — *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Begoniaceen*. Dissertation, München, 239 p.

FRANCESCHI, V. R. & HORNER, H. T., 1980. — Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rev.* 46 : 361-427.

GIVNISH, T. J., 1984. — Leaf and canopy adaptations in tropical forest. *In* : MEDINA, E., MOONEY, H. A. & VASQUEZ-YANES, C., éd., *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*, W. Junk, The Hague : 51-84.

GONÇALVES COSTA, C., 1970. — Observaçoes sôbre a anatomia de *Begonia valdensium* A. DC. *Anais Acad. Brasil. Ci.* 42 : 119-128.

GONÇALVES COSTA, C., 1971. — Sôbre a anatomia de *Begonia paleata* Schott. ex A. DC. *Anais Acad. Brasil. Ci.* 43 : 209-220.

HABERLANDT, G., 1965. — *Physiological Plant Anatomy*. Today & Tomorrow's Book Agency, Jayyed Press, Delhi, 777 p.

HAGMAN, F. A. & WILDE, J. J. F. E., DE, 1983. — Re-establishment of *Begonia cavallyensis* A. Chev. and the altitudinal vicariad *Begonia fusicarpa* Irmsch. (sect. *Tetraphila*). *Studies in Begoniaceae* 1 : 1-19.

HALLÉ, N., 1972. — Les *Begonia* filicifoliés et quatre espèces nouvelles du Gabon (*Begoniaceae*). *Adansonia* sér. 2, 12 : 359-374.

HEYWOOD, V. H., 1986. — *Flowering Plants of the World*. Prentice-Hall, New Jersey, 336 p.

HICKEY, L. J., 1973. — Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 60 : 17-33.

HICKEY, L. J. & WOLFE, J. A., 1975. — The bases of angiosperm phylogeny : vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 538-589.

HILL, R. S., 1980. — A numerical taxonomic approach to the study of angiosperm leaves. *Bot. Gaz.* 141 : 213-229.

HOOVER, W. S., 1986. — Stomata and stomatal clusters in *Begonia* : ecological response in two mexican species. *Biotropica* 18 : 16-21.

IRMSCHER, E., 1925. — *Begoniaceae*. *In* : ENGLER, A. & PRANTL, K., éd., *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Engelmann, Leipzig : 548-588.

KLOTZSCH, I. F., 1855. — *Begoniaceen-Gattungen und Arten*. Abh. Akad. Wiss., Berlin, 121-255 p.

KOLLER, A. L. & ROST, T. L., 1988. — Structural analysis of water-storage tissue in leaves of *Sanseviera* (*Agavaceae*). *Bot. Gaz.* 149 : 260-274.

LEE, D. W., 1977. — On iridescent plants. *Garden's Bulletin* XXX : 21-29.

LEE, D. W. & GRAHAM, R., 1986. — Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. *Amer. J. Bot.* 73 : 1100-1108.

LEVIN, G. A., 1986*a*. — Systematic foliar morphology of *Phyllanthoideae* (*Euphorbiaceae*). I. Conspectus. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73 : 29-85.

LEVIN, G. A., 1986*b*. — Systematic foliar morphology of *Phyllanthoideae* (*Euphorbiaceae*). II. Phenetic analysis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73 : 86-98.

LEVIN, G. A., 1986*c*. — Systematic foliar morphology of *Phyllanthoideae* (*Euphorbiaceae*). III. Cladistic analysis. *Syst. Bot.* 11 : 515-530.

LINDLEY, J., 1846. — *The Vegetable Kingdom*. Bradbury and Evans, London, 911 p.

MAIER, U. & SATTLER, R., 1977. — The structure of the epiphyllous appendages of *Begonia hispida* var. *cucullifera*. *Canad. J. Bot.* 55 : 264-280.

MATSUURA, H. & OKUNO, S., 1936. — Cytological studies in *Begonia* 1. The chromosome number. *Japan J. Genet.* 12 : 42-43.

MAUSETH, J. D., 1988. — *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publ. Company, Menlo Park, California, 560 p.

METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, 691-695 p.

METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1979. — *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, 2 vol., Oxford, 276 p., 297 p.

MOREAU, F., 1984. — Contribution phytodermologique à la systématique des Saxifragacées sensu stricto et des Crassulacées. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 7 : 31-92.

NEUBAUER, H. F., 1967. — Bemerkungen über den Bau der Begoniaceen. *Ber. Deutsch Bot. Ges.* 80 : 80-97.

OLATUNJI, O. A. & NENGIM, R. O., 1980. — Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the *Orchidaceae*. *J. Linn. Soc., Bot.* 80 : 357-370.

PAYNE, W. W., 1970. — Helicocytic and allelocytic stomata : unrecognized patterns in the *Dicotyledonae*. *Amer. J. Bot.* 57 : 140-147.

REITSMA, J. M., 1983. — Placentation in Begonias from African continent. *Studies in Begoniaceae* 1 : 21-53.

RUDALL, P., 1983. — Leaf anatomy and relationships of *Dietes* (*Iridaceae*). *Nord. J. Bot.* 3 : 471-478.

RUDALL, P., 1986. — Leaf anatomy of *Hyptis* sect. *Pachyphyllae* (*Labiatae*) and related species. *Kew Bull.* 41 : 1017-1025.

SMITH, L. B., WASSHAUSEN, D. C., GOLDING, J. & KAREGEANNES, C. E., 1986. — *Begoniaceae.* Part I : Illustrated key. Part II : Annotated species list. *Smithsonian Contributions to Botany* 60 : 1-584.

SOLEREDER, H., 1899. — *Systematische Anatomie der Dicotyledonen.* Verlag von Ferdinand Enke, Stuttgart, 984 p.

STACE, C. A., 1965. — Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*) *Bot.* 4 : 1-78.

STACE, C. A., 1966. — The use of epidermal characters in phylogenetic considerations. *New Phytol.* 65 : 304-318.

STACE, C. A., 1984. — The taxonomic importance of the leaf surface. *In* : HEYWOOD, V. H. & MOORE, D. M., éd., *Current Concepts in Plant Taxonomy* : 67-94. Academic Press, London.

STEBBINS, G. L., 1971. — *Chromosomal Evolution in Higher Plants.* Edward Arnold, London, 216 p.

TRONCHET, A., 1938*a*. — Sur le rôle de certains éléments épidermiques des Bignoniacées. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon* 6 : 157-162.

TRONCHET, A., 1938*b*. — Sur les propriétés optiques des cellules papilleuses des vrilles de *Eccremocarpus scaber. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 206 : 367-368.

VOUK, V., 1912. — Über eigenartige Pneumathoden an dem Stamme von *Begonia vitifolia* Schott. *Ber. Deutsch Bot. Ges.* 30 : 257-262.

WARBURG, O., 1894. — *Begoniaceae. In* : ENGLER, A. & PRANTL, K., éd., *Die Natürlichen Planzenfamilien III.* Teil. Abt., Engelmann, Leipzig : 121-150.

WILDE, J. J. F. E., DE & ARENDS, J. C., 1979. — *Begonia loranthoides* Hook. F. (sect. *Tetraphila* A. DC.). *Acta Bot. Neerl.* 28 : 357-374.

WILDE, J. J. F. E., DE & ARENDS, J. C., 1980. — *Begonia* section *Squamibegonia* Warb. a taxonomic revision. *Miscellaneous Papers* 19 : 377-421.

WILDER, G. J., 1985*a*. — Anatomy of noncostal portions of lamina in the *Cyclanthaceae* (*Monocotyledoneae*). I. Epidermis. *Bot. Gaz.* 146 : 82-105.

WILDER, G. J., 1985*b*. — Anatomy of noncostal portions of lamina in the *Cyclanthaceae* (*Monocotyledoneae*). II. Regions of mesophyll, monomorphic and dimorphic ordinary parenchyma cells, mesophyll fibers, and parenchyma-like dead cells. *Bot. Gaz.* 146 : 213-231.

WILDER, G. J., 1985*c*. — Anatomy of noncostal portions of lamina in the *Cyclanthaceae* (*Monocotyledoneae*). III. Crystal sacs, periderm, and boundary layers of the mesophyll. *Bot. Gaz.* 146 : 375-394.

WILDER, G. J., 1985*d*. — Anatomy of noncostal portions of lamina in the *Cyclanthaceae* (*Monocotyledoneae*). IV. Veins of interridge areas, expansion tissue and adaxial and abaxial ridges. *Bot. Gaz.* 146 : 545-563.

WILKINSON, H. P., 1989. — Leaf anatomy of the *Menispermaceae* tribe *Tiliacoreae* Miers. *J. Linn. Soc., Bot.* 99 : 125-174.

WU, Q. G. & CUTLER, D. F., 1985. — Taxonomic, evolutionary and ecological implications of the leaf anatomy of rhizomatous *Iris* species. *J. Linn. Soc., Bot.* 90 : 253-303.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990 (publ. 1991),
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 337-353.

Analyse taxonumérique des caractères foliaires des *Begoniaceae*

A. Cuerrier, L. Brouillet & D. Barabé

Résumé : A partir d'analyses de groupements (UPGMA, TWINSPAN) sur 132 UTO de la famille des *Begoniaceae*, comprenant 34 sections de *Begonia* et l'*Hillebrandia sandwicensis*, et d'une analyse de corrélation de point sur les soixante caractères de la micromorphologie foliaire, nous discutons les caractères discriminants des groupes observés et les associations entre caractères. Peu de caractères sont uniques aux sections du genre *Begonia*, quoique certains semblent être de bons marqueurs taxonomiques. Les dendrogrammes produits par les différentes analyses font ressortir les mêmes groupes d'UTO, sans que ceux-ci correspondent nécessairement à des sections ou à des ensembles naturels de sections, transgressant même parfois les frontières continentales. L'association morpho-fonctionnelle possible de certains caractères ressort des analyses.

Summary : A study using clustering methods (UPGMA, TWINSPAN) on 132 OTUs of the *Begoniaceae*, representing 34 sections of *Begonia* and *Hillebrandia sandwicensis*, and an analysis of the association between the sixty characters was done. The characters most discriminant for the groups observed and character associations are discussed. Few characters are unique to the sections of *Begonia*, although some appear to be useful taxonomic markers. Similar groups of OTUs were obtained in the two dendrograms. However, these groups do not necessarily correspond with sections or natural assemblages of sections, sometimes even including taxa from different continents. The potential morpho-functional association between some characters is underlined.

Alain Cuerrier et Luc Brouillet, Institut botanique de l'Université de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec), Canada, H1X 2B2.
Denis Barabé, Jardin botanique de la Ville de Montréal et Institut botanique de l'Université de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec), Canada, H1X 2B2.

L'analyse des caractères se situe à la base des analyses phénétiques et cladistiques (Neff, 1986 ; Wheeler, 1986 ; Bryant, 1989). En effet, le choix et la définition des caractères utilisés — que ceux-ci soient morphologiques ou autres — constituent un aspect primordial de la démarche taxonomique. Ils déterminent pour une grande part les résultats obtenus, nonobstant l'algorithme utilisé. Pour Pimentel & Riggins (1987), le travail phylogénique et taxonomique doit porter sur l'acquisition de bons caractères. De plus, les publications de Watrous & Wheeler (1981), Barabé (1982), Cain (1982), Patterson (1982), Sattler (1984), Stevens (1980, 1984), Tomlinson (1984*a, b*), Maddison et al. (1984), De Queiroz (1985) et Wagner (1989) insistent sur l'importance d'une analyse des caractères fondée sur l'homologie et la polarité des états. Thorpe (1984), Gower & Legendre (1986), O'Grady & Deets (1987), Goldman (1988) et O'Grady et al. (1989) misent sur l'emploi d'un codage justifié. Récemment,

TABLEAU 1 : Liste des UTO avec leur section, leur continent d'origine et leur type de nervation. Les numéros de la première colonne correspondent aux numéros des UTO sur les dendrogrammes.

	# DE COLLECTION	SECTIONS	ESPECES	CONTINENTS	NERVATIONS
1	1321-53	Augustia	B. dregei Otto & Dietrich (1)	Afrique	palmée
2	1772-78	Augustia	B. dregei Otto & Dietrich (2)	Afrique	palmée
3	2992-57	Begonia	B. acutifolia Jacquin	Amérique	pennée
4	2087-78	Begonia	B. cubensis Hasskarl (1)	Amérique	pennée
5	2453-59	Begonia	B. cubensis Hasskarl (2)	Amérique	pennée
6	2975-57	Begonia	B. domingensis A. De Candolle	Amérique	palmée
7	2830-50	Begonia	B. dominicalis A. De Candolle ex Grisebach	Amérique	palmée
8	312-64	Begonia	B. minor Jacquin	Amérique	palmée
9	681-56	Begonia	B. mollicaulis Irmscher	Amérique	palmée
10	2090-78	Begonia	B. paulensis A. De Candolle	Amérique	palmée
11	972-52	Begonia	B. schmidtiana Regel	Amérique	palmée
12	1769-78	Begonia	B. stipulacea Willdenow	Amérique	pennée
13	1681-53	Begonia	B. subvillosa var. leptotricha L.B. Smith & D.C. Wasshausen	Amérique	palmée
14	2341-54	Coelocentrum	B. masoniana Irmscher	Asie	palmée
15	2107-60	Diploclinium	B. augustinei Hemsley	Asie	palmée
16	1989-80	Diploclinium	B. fenicis Merrill	Asie	palmée
17	2048-39	Donaldia	B. ulmifolia Willdenow	Amérique	pennée
18	3101-57	Enita	B. convolvulacea (Klotzsch) A. De Candolle	Amérique	palmée
19	2511-82	Enita	B. fagifolia hort. Petrop. ex Otto & Dietrich	Amérique	pennée
20	6881-39	Ewaldia	B. scharffii J.D. Hooker	Amérique	palmée
21	2848-50	Ewaldia	B. tomentosa Schott	Amérique	palmée
22	2008-58	Gaerdtia	B. corallina Carriere	Amérique	pennée
23	2141-54	Gaerdtia	B. lubbersii Morren	Amérique	palmée
24	2266-57	Gaerdtia	B. salicifolia A. De Candolle	Amérique	pennée
25	2618-39	Gaerdtia	B. undulata Schott	Amérique	pennée
26	1860-67	Gireoudia	B. bowerae Ziesenhenne	Amérique	palmée
27	1727-57	Gireoudia	B. carolineifolia Regel	Amérique	palmée
28	616-58	Gireoudia	B. conchifolia Dietrich	Amérique	palmée
29	2193-57	Gireoudia	B. fusca Liebmann	Amérique	palmée
30	23-38	Gireoudia	B. heracleifolia Schlechtendal & Chamisso var. nigricans J.D. Hooker	Amérique	palmée
31	2197-56	Gireoudia	B. hydrocotylifolia Otto ex W.J. Hooker	Amérique	palmée
32	878-46	Gireoudia	B. involucrata Liebmann	Amérique	palmée
33	1752-57	Gireoudia	B. kenworthyae Ziesenhenne	Amérique	palmée
34	2330-54	Gireoudia	B. lindleyana Walpers	Amérique	palmée
35	3295-40	Gireoudia	B. ludicra A. De Candolle	Amérique	palmée
36	1756-57	Gireoudia	B. mazae Ziesenhenne	Amérique	palmée
37	2109-60	Gireoudia	B. metachroa Fotsch	Amérique	palmée
38	2036-39	Gireoudia	B. metallica W.G. Smith	Amérique	palmée
39	924-58	Gireoudia	B. multinervia Liebmann	Amérique	palmée
40	1839-46	Gireoudia	B. nelumbiifolia Schlechtendal & Chamisso	Amérique	palmée
41	1758-57	Gireoudia	B. phyllomaniaca Martius	Amérique	palmée
42	334-57	Gireoudia	B. popenoei Standley	Amérique	palmée
43	2837-50	Gireoudia	B. pruinata (Klotzsch) A. De Candolle	Amérique	palmée
44	4991-37	Gireoudia	B. sarcophylla Liebmann	Amérique	palmée
45	2826-50	Gireoudia	B. sparsipila Baker	Amérique	palmée
46	2518-82	Gireoudia	B. stigmosa Lindley	Amérique	palmée
47	2191-57	Gireoudia	B. thiemei C. De Candolle	Amérique	palmée
48	1206-52	Gireoudia	B. venosa Skan ex J.D. Hooker	Amérique	palmée
49	3000-57	Haagea	B. dipetala Graham	Asie	palmée
50	1825-56	Huszia	B. froebelii A. De Candolle	Amérique	palmée
51	1739-57	Hydrostyles	B. andina Rusby	Amérique	palmée
52	2829-50	Knesebeckia	B. dichroa Spague	Amérique	palmée
53	3109-57	Knesebeckia	B. ludwigii Irmscher	Amérique	palmée
54	2606-81	Knesebeckia	B. olbia Kerchove	Amérique	palmée
55	7008-38	Knesebeckia	B. peltata Otto & Dietrich (1)	Amérique	palmée
56	1796-57	Knesebeckia	B. peltata Otto & Dietrich (2)	Amérique	palmée
57	1574-72	Knesebeckia	B. wollnyi Herzog	Amérique	palmée
58	2520-82	Knesebeckia	B. yunnanensis Léveillé	Asie	palmée
59	2026-39	Latistigma	B. aconitifolia A. De Candolle	Amérique	palmée
60	1576-72	Latistigma	B. platanifolia Schott	Amérique	palmée
61	2028-39	Lepsia	B. foliosa Humboldt, Bonpland & Kunth	Amérique	pennée
62	2327-51	Monopteron	B. nepalensis Warburg	Asie	palmée
63	1483-80	Petermannia	B. augustae Irmscher	Asie	pennée
64	1882-58	Petermannia	B. boisiana Gagnepain	Asie	pennée
65	125-61	Petermannia	B. brevirimosa Irmscher	Asie	palmée
66	3121-57	Petermannia	B. serratipetala Irmscher	Asie	palmée
67	1728-57	Platicerium	B. cathayana Hemsley	Asie	palmée

TABLEAU 1 (suite)

	# DE COLLECTION	SECTIONS	ESPECES	CONTINENTS	NERVATIONS
68	1746-57	Platycentrum	B. annulata K. Koch	Asie	palmée
69	2180-57	Platycentrum	B. circumlobata Hance	Asie	palmée
70	1883-58	Platycentrum	B. decora Stapf	Asie	palmée
71	2828-50	Platycentrum	B. deliciosa Linden ex Fotsch	Asie	palmée
72	2022-39	Platycentrum	B. diadema Linden ex Rodigas	Asie	palmée
73	2841-50	Platycentrum	B. hatacoa F. Hamilton ex D. Don	Asie	pennée
74	2270-51	Platycentrum	B. megaptera A. De Candolle	Asie	palmée
75	2516-82	Platycentrum	B. palmata D. Don	Asie	palmée
76	1737-57	Pritzelia	B. acetosa Vellozo	Amérique	palmée
77	3283-40	Pritzelia	B. acida Vellozo	Amérique	palmée
78	1998-80	Pritzelia	B. angularis Raddi	Amérique	pennée
79	1997-80	Pritzelia	B. coccinea W. J. Hooker	Amérique	pennée
80	3296-40	Pritzelia	B. dichotoma Jacquin (1)	Amérique	palmée
81	973-52	Pritzelia	B. dichotoma Jacquin (2)	Amérique	palmée
82	2991-57	Pritzelia	B. dietrichiana Irmscher	Amérique	pennée
83	2121-58	Pritzelia	B. echinosepala Regel	Amérique	pennée
84	1743-57	Pritzelia	B. epipsila Brade	Amérique	palmée
85	2189-57	Pritzelia	B. fernando-costae Irmscher	Amérique	palmée
86	2261-57	Pritzelia	B. friburgensis Brade	Amérique	palmée
87	1636-80	Pritzelia	B. gehrtii Irmscher	Amérique	palmée
88	175-38	Pritzelia	B. glabra Aublet	Amérique	palmée
89	2097-53	Pritzelia	B. hispida Schott var. cucullifera Irmscher	Amérique	palmée
90	1776-68	Pritzelia	B. listada L.B. Smith & D.C. Wasshausen	Amérique	palmée
91	2132-58	Pritzelia	B. obscura Brade	Amérique	pennée
92	2583-59	Pritzelia	B. olsoniae L.B. Smith & B.G. Schubert	Amérique	palmée
93	2584-60	Pritzelia	B. parilis Irmscher	Amérique	pennée
94	664-53	Pritzelia	B. ramentacea Paxton	Amérique	palmée
95	2329-54	Pritzelia	B. reniformis Dryander	Amérique	palmée
96	1165-54	Pritzelia	B. sanguinea Raddi	Amérique	palmée
97	2184-57	Pritzelia	B. scabrida A. De Candolle	Amérique	palmée
98	2717-82	Pritzelia	B. teuscheri Linden	Amérique	palmée
99	2106-78	Pritzelia	B. valdensium A. De Candolle	Amérique	palmée
100	2835-50	Quadrilobaria	B. odorata Willdenow	Amérique	palmée
101	1479-80	Reichenheimia	B. floccifera Beddome	Asie	palmée
102	2284-54	Reichenheimia	B. goegoensis N.E. Brown	Asie	palmée
103	1777-68	Reichenheimia	B. sudjanae Jansson	Asie	palmée
104	1725-58	Rostrobegonia	B. johnstonii Oliver ex J.D. Hooker	Afrique	palmée
105	923-58	Ruizopavonia	B. carpinifolia Liebmann	Amérique	pennée
106	3103-57	Ruizopavonia	B. estrellensis C. De Candolle	Amérique	pennée
107	857-54	Scheidweileria	B. luxurians Scheidweiler	Amérique	palmée
108	2508-82	Scutobegonia	B. auriculata J. D. Hooker	Afrique	palmée
109	2513-82	Scutobegonia	B. macrocarpa Warburg	Afrique	pennée
110	3984-84	Scutobegonia	B. quadrialata Warburg	Afrique	palmée
111	1882-72	Scutobegonia	B. staudtii Gilg	Afrique	palmée
112	2097-78	Solananthera	B. solananthera A. De Candolle	Amérique	palmée
113	1747-57	Sphenanthera	B. handelii Irmscher	Asie	palmée
114	2331-54	Sphenanthera	B. roxburghii A. De Candolle	Asie	palmée
115	2262-57	Steineria	B. oxyphylla A. De Candolle	Amérique	pennée
116	2377-54	Tetrachia	B. egregia N.E. Brown	Amérique	pennée
117	2800-60	Tetraphila	B. eminii Warburg	Afrique	pennée
118	2333-54	Tetraphila	B. horticola Irmscher	Afrique	pennée
119	1860-59	Tetraphila	B. jussiaeicarpa Warburg	Afrique	pennée
120	1733-57	Tetraphila	B. mannii J.D. Hooker (1)	Afrique	pennée
121	1611-80	Tetraphila	B. mannii J.D. Hooker (2)	Afrique	pennée
122	1480-80	Tetraphila	B. polygonoides J.D. Hooker	Afrique	pennée
123	2030-39	Titelbachia	B. fuchsioides W.J. Hooker	Amérique	pennée
124	2019-39	Trendelenburgia	B. castaneifolia hort. Petrop. ex Otto & Dietrich	Amérique	pennée
125	3099-57	Welbachia	B. aridicaulis Ziesenhenne	Amérique	palmée
126	3292-40	Weilbachia	B. imperialis Lemaire	Amérique	palmée
127	3117-57	Weilbachia	B. purpusii Houghton ex Ziesenhenne	Amérique	palmée
128	1525-80	Weilbachia	B. violifolia A. De Candolle	Amérique	palmée
129	1745-57	Ignota	B. munita Irmscher	Amérique	palmée
130	1613-80	Ignota	B. radicans Vellozo	Amérique	pennée
131	1573-72	Ignota	B. seychellensis Hemsley	Afrique	palmée
132	2960-57		Hillebrandia sandwicensis Oliver	Asie	palmée

Donoghue (1989) et Maddison (1989) ont utilisé les méthodes cladistiques pour étudier l'évolution des états de caractères, et Faith (1989) s'est basé sur des analyses cladistiques et des ordinations pour relier les caractères convergents à des facteurs écologiques.

La classification de la famille des *Begoniaceae* repose, depuis de Candolle (1859), sur l'utilisation de caractères floraux, sans que ceux-ci ne fassent l'objet d'analyses numériques. Cuerrier et al. (1991) ont observé et décrit les caractères foliaires de cette famille. Par l'utilisation de la statistique de Mantel, Cuerrier et al. (1990) ont montré que les caractères de la feuille supportent globalement la classification des *Begoniaceae*. Dans le présent travail nous nous proposons de vérifier l'importance de ces caractères dans la classification des *Begoniaceae*. A partir d'analyses de groupement (UPGMA, TWINSPAN) et d'association de caractères, nous déterminerons les caractères discriminants.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel utilisé est décrit dans Cuerrier et al. (1991, voir Tableau 1).

Plusieurs matrices ont été construites afin de réaliser les différentes analyses. Nous avons utilisé le progiciel R (Legendre, 1985) et l'algorithme TWINSPAN (Hill, 1979) pour effectuer les analyses.

Une première matrice comprend, outre les caractères binaires (codés 0 et 1), quelques caractères dont les états sont multiples et codés 1, 2, 3, etc., selon le caractère. Une seconde matrice comprend les mêmes caractères, mais où les caractères à états multiples ont été recodés pour former une matrice n'ayant que des caractères binaires. La transformation des caractères à états multiples en caractères binaires a été faite à l'aide de la méthode additive (Pimentel & Riggins, 1987) pour les caractères suivants : nombre d'assises de l'hypoderme, nombre de stomates par plage, émergences, druses dans le pétiole ; la méthode binaire (Pimentel & Riggins, 1987) a été utilisée pour les autres caractères : type d'hypoderme, type d'épiderme du pétiole, trichomes roux, nombre de cellules annexes. Le caractère « proéminence des nervures secondaires » à quatre états a été transformé en autant de caractères binaires, tout comme le caractère « continent ».

1. COEFFICIENT D'ASSOCIATION ENTRE CARACTÈRES (mode R).

Pour déterminer la dépendance entre deux caractères, nous avons utilisé la corrélation de point. Il s'agit d'un coefficient probabiliste basé sur le chi carré mais qui permet de connaître les états qui forment la dépendance entre les caractères (Legendre & Legendre, 1984). La matrice des données foliaires employée est faite de caractères binaires et à états multiples.

2. UPGMA (groupement selon l'association moyenne).

La matrice des caractères micromorphologiques, constituée de données binaires, fut transformée en matrice d'association par l'emploi du coefficient de simple concordance, dont l'avantage est la simplicité (Gower & Legendre, 1986). Une fois le dendrogramme obtenu, nous avons déterminé, pour chacun des nœuds, les caractères discriminants à partir du logiciel PARTI (Legendre & Legendre, 1983). Cette méthode permet de choisir les caractères qui correspondent le mieux à une variable de référence qui est, dans notre cas, le code dichotomique des objets correspondant aux divisions du dendrogramme (Barabé et al., 1987 ; Meilleur, 1986).

3. TWINSPAN (TWo-way INdicators SPecies ANalysis).

Cet algorithme polythétique procède par divisions successives en scindant les axes produits par une analyse des correspondances classique et en considérant comme point de départ l'ensemble de tous les objets. Suite à une première division des objets en deux sous-groupes, chacun de ceux-ci est de nouveau divisé jusqu'à la réalisation d'un critère d'arrêt (Jean & Bouchard, 1987). Cette méthode désigne pour chaque nœud les descripteurs discriminants. Nous avons donc utilisé cette méthode de l'écologie numérique pour connaître les caractères qui ressortiraient à chaque nœud du dendrogramme. Abbott et al. (1985) conseillent l'emploi en taxonomie des méthodes divisives de groupement quand le nombre d'UTO est élevé, ce qui est notre cas. La matrice des données utilisée est faite des caractères binaires et à états multiples sans passer par un coefficient d'association.

Outre ces analyses, les auteurs ont également travaillé à l'aide d'ordinations et d'analyses cladistiques de compatibilité et de parcimonie (réseaux de Wagner). Mais le grand nombre d'UTO et l'impossibilité de polariser les caractères — ce qui réduit, d'ailleurs, plus ou moins, la cladistique à des analyses phénétiques — ont donné des résultats difficilement interprétables dont nous ne tiendrons pas compte dans la présente étude.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

ASSOCIATION ENTRE CARACTÈRES.

Le tableau 2 renferme les différentes associations des caractères entre eux. Dans les lignes qui suivent nous analyserons les associations les plus informatives.

Cuerrier et al. (1990) ont montré, à l'aide du test de Mantel, que l'ensemble des caractères de la micromorphologie foliaire des *Begoniaceae* se répartit différemment selon les continents et le type de nervation. Aussi peut-on s'attendre à trouver des associations dissemblables entre les caractères foliaires et les trois continents d'une part et les deux types de nervation d'autre part. En ce qui concerne les continents, nous remarquons qu'aucun des caractères associés à un continent donné n'est associé aux autres continents. Quant à la nervation palmée, elle est associée à la présence de papilles adaxiales et abaxiales, aux poils glandulaires cruciformes allongés, aux cristaux octaèdres dans le pétiole, à la position superficielle des poils glandulaires, aux pneumathodes et au type irrégulier de stomates alors que la nervation pennée correspond à la présence de cystotyles bruns, aux différents types d'ornementation, au type régulier de stomates, à l'assise de cellules chlorophylliennes, aux sécrétions sphériques, à la position enfoncée des poils glandulaires courts, aux druses dans le limbe et dans le pétiole, aux poils glandulaires globulaires et aux trichomes lépido-étoilés.

Les contours des cellules de l'épiderme adaxial et abaxial et des cellules annexes sont fortement associés. Or, nous savons que ces caractères varient entre les espèces selon l'habitat mais qu'il existe un contrôle génétique (Baas, 1975 ; Bongers, 1973 ; Stace, 1965, 1984).

TABLEAU 2 : Association des caractères foliaires entre eux suite à une corrélation de point. Le signe « — » indique une association inverse. $1 = p \leqslant 0.05$, $2 = p \leqslant 0.01$, $3 = p \leqslant 0.001$. Les cases vides indiquent une absence d'association.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	contour ¢ adaxiales														
2	contour ¢ abaxiales	3													
3	contour ¢ annexes	3	3												
4	stomate protubérant														
5	assise de ¢ chlorophylliennes (pétiole)														
6	sclérenchyme (pétiole)														
7	sécrétion sphérique														
8	type de stomate (régulier/irrégulier)	3	3	3			1								
9	proéminence des nervures secondaires (absence)														
10	proéminence des nervures secondaires (abaxiale)							1		- 2					
11	proéminence des nervures secondaires (adaxiale)														
12	proéminence des nervures secondaires (deux faces)									- 1	- 3				
13	trichome lépido-étoilé			- 1				3							
14	position des poils glandulaires (surface/enfoncé)					2									
15	poil glandulaire long	3	3	2							1				
16	émergence non-ramifiée			1		- 1		- 1						- 3	- 1
17	émergence ramifiée						2								
18	émergence à ¢ évaginées						1								
19	émergence conique														
20	hypoderme		- 1				1							2	
21	type d'hypoderme (isodiamétrale/haute)	- 2		- 1	- 1										
22	type d'hypoderme (isodiamétrale/longue)	1			2		1								
23	type de ¢ épidermiques (pétiole; isodiam./haute)														
24	type de ¢ épidermiques (pétiole; isodiam./longue)	2													
25	trichome roux simple avec base		- 1	- 1						1					
26	trichome roux simple sans base			- 1											
27	trichome roux simple sans base groupé									1					
28	trichome ramifié														
29	épiderme multiple														
30	poil glandulaire globulaire		1			1								2	2
31	Amérique						1							- 3	2
32	Afrique							2						3	- 1
33	Asie							- 1			- 1		2		
34	nervation (palmée/pennée)					1		1						3	1
35	hydathode limbaire	1					2				- 1		2		
36	cystotyle blanchâtre														
37	cystotyle brun			- 1											
38	cystotyle gris														
39	papille à la marge		- 1											- 1	
40	papille adaxiale		- 1							- 1				- 1	
41	papille abaxiale														
42	astérosclérite														1
43	brachysclérite (limbe)					1	- 1		- 3				1		2
44	brachysclérite (pétiole)			- 1										1	
45	sclérite filiforme (feuille)	- 1	- 1	- 1					- 3						
46	sclérite filiforme (émergence)														
47	cristal prismatique allongé (limbe)							- 2	1				- 1	- 2	
48	cristal prismatique allongé (pétiole)														
49	cristal octaèdre (limbe)														
50	cristal octaèdre (pétiole)								2					- 1	
51	cristal aciculaire								- 1				1		
52	druse (limbe)								- 1					1	
53	druse (pétiole)														
54	druse (collenchyme/pétiole)			- 1		1			- 2		- 1				3
55	stomate adaxial										- 1	1			
56	pneumathode (pétiole)					- 1				- 2					
57	type de collenchyme (triangulaire/rectangulaire)						1								1
58	ornementation à la marge		1	1				2						1	
59	ornementation adaxiale														
60	ornementation abaxiale				- 1										2
61	ornementation sur les émergences	2	1	2			1	1	2				- 1		
62	poil glandulaire cruciforme		- 1					1							
63	poil glandulaire cruciforme allongé										- 1		2		
64	poil glandulaire curviforme														
65	nb de ¢ annexes (6/4)		- 1									1			
66	nb de ¢ annexes (6/8)	3	3	3					3						
67	nb de stomates/plage (solitaires/groupés)					- 1				1				1	
68	cellule aquifère à paroi secondaire réticulée														

TABLEAU 2 (suite)

	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
1																											
2																											
3																											
4																											
5																											
6																											
7																											
8																											
9																											
10																											
11																											
12																											
13																											
14																											
15																											
16																											
17																											
18																											
19				1																							
20	-1	-1			-2																						
21																											
22							-3																				
23																											
24									-1																		
25		-3				2																					
26		-3									3																
27		-1									2	3															
28										1																	
29																											
30		-3																									
31	-2			1	-1	3					3	1															
32	1										-1																
33		2			2	-3					-2																
34							-1				-2	-1				2											
35						1	-1	2																			
36		1				1					-1						3	-1	-2								
37						2													-1	1	1						
38																	1										
39		2		1	2							-1				-1											
40		1		1												-1				-1					3		
41					2					1						-1				-1					3	3	
42																	2		-1		2		3				
43		-1			1	-3																-2					
44				-1						-1							-2		1						-1		
45		-3			1							1															
46				-1																							
47														-1										1	2		
48	1																-1	2									
49						3					1						1										
50											1					-1			-1	-2		2					
51		1			1	-2											-3		3								
52											-1									2							
53																	1		-1	1							
54													1				2		-1	2	1		2	1			-1
55																											
56																				-3		2	-2				
57							-1	2		-1	-2														-1		-1
58			-2		-1															1					-1	-3	-3
59			-1											1						2	-1					-2	-2
60			-1											1				1		3	-1					-2	-2
61		1			-2		-3	1								1	2		-3	1		2			-1		
62						3	-1									-3	1				1	2					
63					2	-3											-2		2	-1							
64										1								1									
65		-2		1		3					2	1					2		-2	-1							
66	2					-2					-1					2	-1										
67					-2	3					1						2		-3			1		2	-2	-1	
68																	-1		2								

TABLEAU 2 (suite)

	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67
1																										
2																										
3																										
4																										
5																										
6																										
7																										
8																										
9																										
10																										
11																										
12																										
13																										
14																										
15																										
16																										
17																										
18																										
19																										
20																										
21																										
22																										
23																										
24																										
25																										
26																										
27																										
28																										
29																										
30																										
31																										
32																										
33																										
34																										
35																										
36																										
37																										
38																										
39																										
40																										
41																										
42																										
43																										
44		1																								
45		3	1																							
46	2																									
47		-2	-1																							
48																										
49																										
50						1		3																		
51				1					-1																	
52						-3	-3		-3																	
53						-1	-3		-1	-2	3															
54	1		-1						-3		2	3														
55																										
56	-1								1				-1													
57		1				-1							1													
58				-2	-1																					
59	-1				-1												3									
60					-1										-2		3	3								
61			-2	-3	-1					-2							3	1								
62								1	1																	
63									-2	1										-1	-3					
64						1	1				-2										-3					
65					1													-1			1					
66					-1						-2	-1	-2				1			2	-2		1	-1		
67								1		-3											2	-3		1		
68																									2	-1

Quoique l'association ne soit pas absolue et que l'on trouve parfois, chez une même UTO, des contours cellulaires de différents types, on observe plus souvent des épidermes aux contours similaires obéissant aux mêmes pressions de l'environnement. Une association se note entre le contour des cellules et le type stomatique, tous deux associés à un nombre de cellules annexes supérieur à six. Il peut s'agir d'une association fonctionnelle ou structurale selon que ces caractères dépendent des mêmes paramètres écologiques ou que le contour sinueux et le nombre des cellules annexes ne contraignent les stomates à devenir irréguliers. Cependant, nous avons observé des stomates réguliers dont les cellules annexes sont sinueuses (CUERRIER et al., 1991). Vraisemblablement, un même contrôle morphogénétique agit sur la forme des parois cellulaires. Une partie de l'information nous semble tout de même redondante entre ces trois caractères.

Les stomates protubérants et l'ornementation abaxiale nous semblent être une association fonctionnelle possiblement liée au climat. BARTHLOTT (1981) suggère deux fonctions quant à la présence d'une ornementation : réduction de la possibilité de contamination de l'épiderme par une meilleure évacuation des eaux de pluie et meilleur contrôle de la température de la surface foliaire. Si nous supposons que la proéminence des stomates accentue les échanges gazeux, l'ornementation abaxiale aiderait cette fonction en causant une turbulence de l'air autour des stomates. L'ornementation permettrait aussi d'évacuer l'eau tapissant les creux autour des stomates surélevés. Quoiqu'il en soit, les UTO ayant des stomates protubérants sont peu nombreuses, et les données de l'écologie manquent pour mieux comprendre cette association.

Quant au sclérenchyme associé au collenchyme (deux caractères du pétiole), ils pourraient tous deux participer à la rigidité du pétiole lorsque celui-ci est long et/ou supporte de grandes feuilles (*Begonia ludwigii, B. reniformis, B. ramentacea, B. valdensium*). Pourtant, le *B. oxyphylla* et le *B. luxurians* n'ont pas ce type de feuille. Chez ces deux espèces, la présence de sclérenchyme pourrait représenter un caractère hérité de leur ancêtre et conservé.

Le caractère « sécrétion sphérique » est associé à la nervation pennée, aux trichomes lépido-étoilés, au continent africain et aux poils glandulaires cruciformes, caractères des UTO de la section *Tetraphila* qui forment le quart des UTO à nervation pennée ; ce qui, probablement, constitue un biais d'échantillonnage. Si les sécrétions sphériques se rencontrent parfois chez les UTO américaines, elles sont absentes des UTO asiatiques étudiées lors de ce travail. De plus, chez les UTO observées, les trichomes lépido-étoilés ne sont jamais présents en même temps que les émergences comme le montre leur association inverse. Le tableau 2 révèle également une forte association entre les trichomes lépido-étoilés et les poils glandulaires globulaires. Par ailleurs, ceux-ci sont associés à la position enfoncée des poils glandulaires.

Les émergences sont faites de tissus épidermiques et sous-épidermiques. Aussi l'association entre les émergences à cellules évaginées ou les émergences coniques et les papilles semble tenir en ce que les cellules évaginées ne seraient que des papilles modifiées du fait de leur position sur les émergences. Il se pourrait donc que le codage de ces deux structures ne contribue pas à l'élaboration d'une phylogénie des *Begoniaceae* et qu'il s'agisse de caractères redondants. Notons l'association inverse des émergences et du nombre d'assises de l'hypoderme ainsi que l'association inverse entre les hydathodes limbaires et le type d'hypoderme à hautes cellules qui sont probablement dues à une contrainte structurale. A cause de la hauteur de l'hypoderme, dont les cellules sont souvent lignifiées, la distance entre les faisceaux vasculaires de l'hydathode et le stomate rendrait cette structure non fonctionnelle. Ou, plus simplement, le développement des émergences accompagnant presque toujours les hydathodes limbaires serait limité, voire rendu impossible par la présence d'un tel hypoderme.

Boghdan & Barkley (1972) et Hoover (1986) voient une relation entre le nombre d'assises de l'hypoderme et le nombre de stomates par plage. Nos données corroborent cette relation puisqu'elles montrent une association positive entre ces deux caractères (Tableau 2).

Le tableau 2 montre qu'il existe également une association positive entre les papilles adaxiales, abaxiales et de la marge. Il y aurait donc redondance de l'information entre ces caractères. Le codage de l'ornementation en quatre caractères indépendants semble introduire de la redondance, tout comme ci-dessus, puisque seule l'ornementation de la face abaxiale et des émergences ne sont pas associées entre elles. En général, les papilles sont inversement associées à l'ornementation de la cuticule. Cette association inverse peut s'interpréter de la façon suivante. Selon les travaux de Lee (1977), Lee & Graham (1986), Bone et al. (1985) et Givnish (1984), les papilles augmentent le taux photosynthétique de la feuille en focalisant la lumière sur les chloroplastes. Quant à l'ornementation de la cuticule, Barthlott (1981) — en plus des autres hypothèses énumérées plus haut — rappelle qu'elle reflète les radiations solaires permettant un contrôle de la température à la surface de la feuille. Il devient apparent que ces deux structures ont des fonctions contraires d'où l'association inverse : les papilles augmentant l'entrée des rayons et l'ornementation les réduisant.

Les astérosclérites sont associés aux sclérites filiformes pénétrant les émergences tandis que les brachysclérites du limbe le sont avec ceux du pétiole et ces derniers avec les sclérites filiformes du limbe. Il semble que la capacité à développer des sclérites amène la présence simultanée des différents types de sclérites chez les UTO étudiées. La fonction des sclérites demeure incertaine. Toutefois, Alvin (1987) propose une fonction de stockage et de transmission de l'eau par ceux-ci. Etudiant le genre *Androstachys* (*Euphorbiaceae*), il discute l'importance que ces structures peuvent jouer dans le transport de l'eau d'un épiderme à l'autre et d'une nervure à l'autre en relation avec des poils absorbants. Il cite à cet effet les sclérites pénétrant les émergences des *Begoniaceae*.

Pour ce qui est des différents types de cristal, on trouve des associations inverses entre les druses et les autres types. On observe une association entre les druses du limbe et celles du pétiole et entre les cristaux octaèdres du limbe et ceux du pétiole. Il semble qu'il soit superflu de coder pour la présence de ces structures à la fois dans le limbe et dans le pétiole. Comme les druses sont formées par l'agglomération de cristaux de moindre unité (Franceschi & Horner, 1980), nous pensons que leur développement se fait selon deux voies possibles chez les *Begoniaceae*. L'une se ferait à partir de cristaux prismatiques allongés, l'autre de cristaux octaèdres. Ceci expliquerait les associations inverses obtenues entre ces trois types de cristal.

ANALYSES PAR GROUPEMENT HIÉRARCHIQUE.

Les figures 1 et 2 illustrent de façon concise les dendrogrammes obtenus par les algorithmes UPGMA et TWINSPAN. Malgré certaines divergences, des groupes précis d'UTO se dégagent de ces dendrogrammes. Nous emploierons le terme « groupe » pour désigner les ensembles phénétiques d'UTO déterminés par ces analyses. De plus, l'indication numérique des groupes fait référence aux groupes du dendrogramme produit pas l'algorithme UPGMA (Fig. 1) et l'indication alphabétique aux groupes de la figure 2 (TWINSPAN). Nous avons un premier groupe A presque identique au groupe 2 dont les UTO ne sont pas homogènes quant

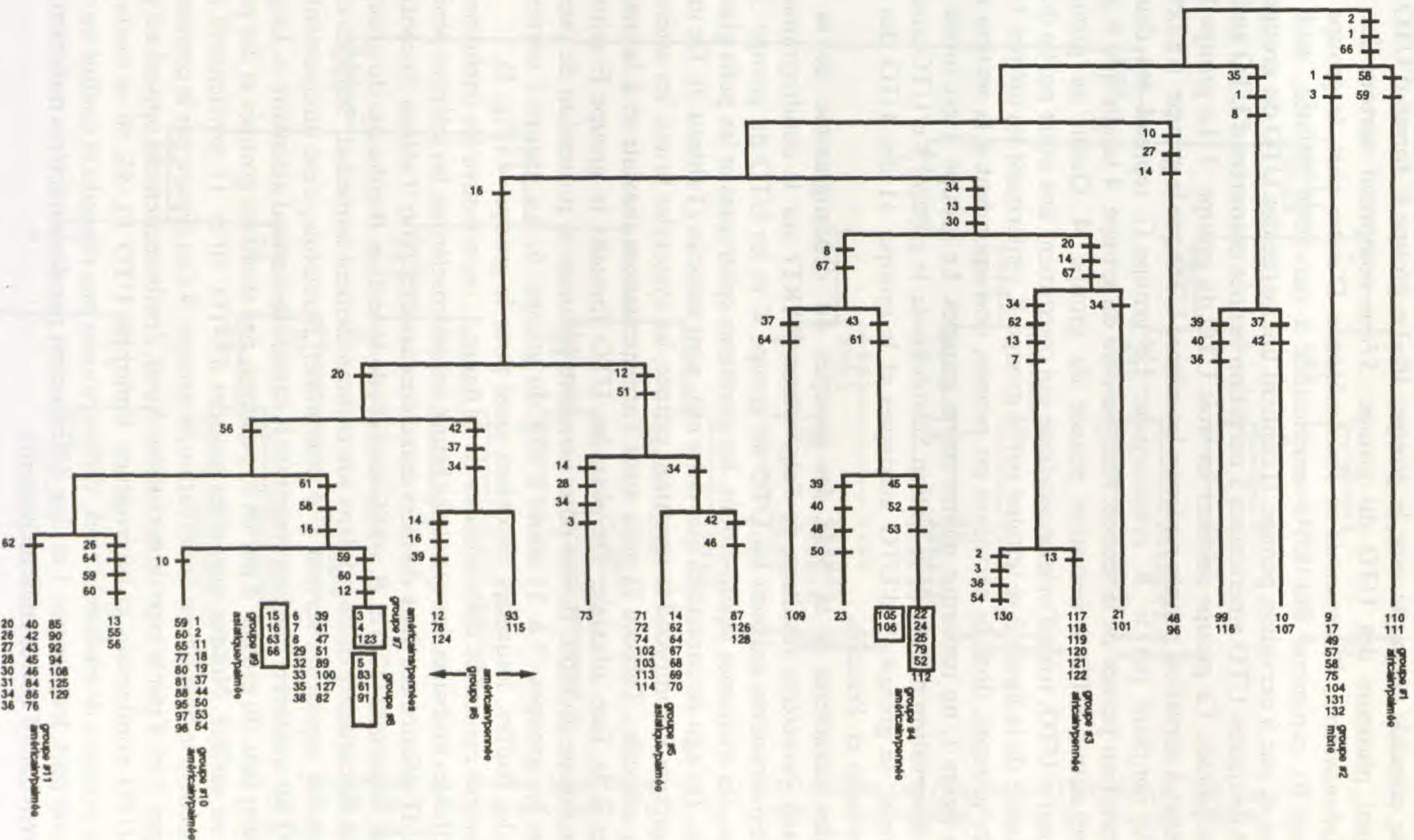


Fig. 1. — Groupement par agglomération hiérarchique des 132 UTO selon l'association moyenne (UPGMA). L'utilisation de l'algorithme PARTI a fait ressortir les différents caractères qui caractérisent les groupes. Les numéros au bas de la figure réfèrent aux noms d'UTO du tableau 1. Les numéros le long des branches réfèrent aux caractères du tableau 2.

aux continents, à la nervation ou pour les sections. Le groupe B formé d'UTO américaines à nervation palmée coïncide en partie avec le groupe 10. Le groupe C formé d'UTO surtout asiatiques contient plusieurs des UTO du groupe 5 qui comprend surtout les sections *Platycentrum, Sphenanthera, Petermannia* et *Reichenheimia.* D'autre part, le groupe D (tout comme le groupe B) comprend des UTO américaines à nervation palmée, sauf une du continent africain et une à nervation pennée. Il contient une partie des UTO du groupe 10. Le groupe E est fait de quatre UTO américaines à nervation pennée entourées d'UTO américaines mais à nervation palmée. Ce groupe contient les trois UTO du groupe 7. Le groupe F à cinq UTO américaines et à nervation pennée renferme les mêmes UTO que le groupe 6 à l'exception du *B. oxyphylla* remplacé par le *B. echinosepala.* Le groupe G reprend les deux UTO américaines à nervation pennée de la section *Ruizopavonia* du groupe 4 tandis que le groupe J inclut les quatre autres UTO à nervation pennée du groupe 4. Quant au groupe H, il comporte, sur quatre UTO, trois d'origine asiatique qui constituent une autre partie du groupe 5. Le dendrogramme de la figure 2 se termine par le groupe K renfermant les mêmes UTO que le groupe 3. Ces groupes, dont la nervation est pennée, correspondent à la section africaine *Tetraphila.* A la figure 1, on remarque quatre autres groupes. Le groupe 1 est formé de deux UTO africaines à nervation palmée de la section *Scutobegonia*, le groupe 8 d'UTO américaines à nervation pennée, le groupe 9 d'UTO asiatiques et le groupe 11 des UTO des sections américaines *Gireoudia* et *Pritzelia.*

Plusieurs des caractères à la base des groupes du dendrogramme de la figure 2 correspondent aux caractères résultant de l'algorithme PARTI sur le dendrogramme de la figure 1. Ainsi les caractères unissant les UTO du groupe K et les UTO du groupe 3 sont la nervation pennée, les trichomes lépido-étoilés, les sécrétions sphériques et les poils glandulaires courts en surface. Il s'agit de caractères qui, entre eux, sont associés (Tableau 2). De même que le groupe 6, le groupe F comprend la nervation pennée, les cystotyles bruns, les astérosclérites (trois caractères associés ; Tableau 2) mais aussi l'ornementation abaxiale et à la marge ainsi que des papilles à la face adaxiale. De plus, les UTO formant le groupe E rejoignent le groupe F à la troisième division. Ils ont pour caractère commun la possession de pneumathodes, tout comme les groupes 7 à 11 situés à côté du groupe 6. Au groupe J correspondent les druses dans les feuilles, lesquelles ressortent aussi pour le groupe 4 (Fig. 1).

Parmi les autres caractères discriminants de la figure 1, on retrouve les trichomes lépido-étoilés, les hydathodes limbaires, les cystotyles bruns, les astérosclérites, les sclérites pénétrant les émergences, etc. D'ailleurs, ces deux derniers caractères associés (voir Tableau 2) contribuent à discriminer les *B. imperialis* (126) et *B. violifolia* (128) de la section *Weilbachia* du groupe 5. Ce groupe-ci n'a pas de caractère distinctif dans son embranchement immédiat. Seuls les caractères des embranchements supérieurs servent à le discriminer. Toutefois, c'est uniquement dans ce groupe (six UTO sur quatorze) que l'on rencontre le caractère « cristal aciculaire ». Le groupe 3 diverge, en premier lieu, du groupe 4 par un hypoderme, des stomates groupés et des poils glandulaires courts en surface. Notons que, si les groupes d'UTO 10 et 11 proviennent du même continent et possèdent le même type de nervation, le groupe 9 s'en sépare par le continent d'origine et les groupes 7 et 8 par le type de nervation. Aussi, l'embranchement opposé au groupe 6 est composé d'UTO nombreuses et hétérogènes. Enfin, les UTO 13, 55, 56 se distinguent du groupe 11 par la présence de trichomes roux, caractère assez peu répandu et confiné au continent américain. D'autre part, les groupes 1 et 2 se différencient par des caractères nullement uniques et qui se retrouvent dans d'autres embranchements.

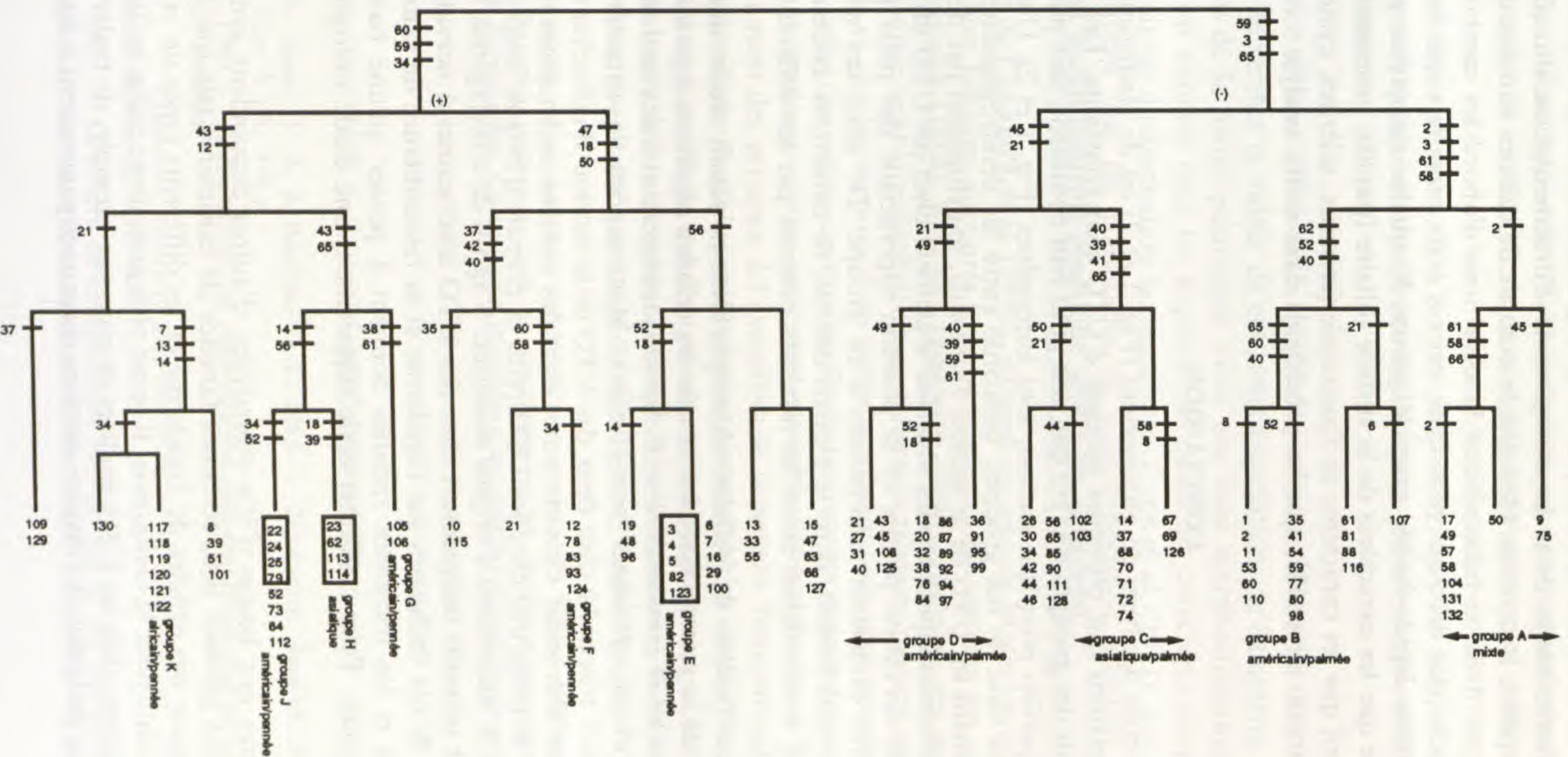


Fig. 2. — Groupement par division hiérarchique des 132 UTO produit par l'algorithme TWINSPAN. Les numéros au bas de la figure réfèrent aux noms d'UTO du tableau 1. Les numéros le long des branches réfèrent aux caractères du tableau 2.

Pour séparer les niveaux hiérarchiques supérieurs, l'algorithme TWINSPAN fait appel à différents caractères discriminants dont la nervation et l'ornementation du côté (+) du dendrogramme et les papilles, le contour ainsi que le nombre de cellules annexes du côté (—) (Fig. 2). Cette analyse par division hiérarchique favorise tout d'abord les caractères à états balancés, puis à l'approche des divisions plus fines, ceux à états rares tels que les sécrétions sphériques et les trichomes lépido-étoilés pour le groupe K ou les cystotyles gris pour le groupe G. On remarque que les caractères de la surface foliaire (papille, ornementation, etc.) apparaissent plus souvent que les caractères de l'anatomie (cristaux, sclérites, cystotyles, etc.), quoique ceux-ci soient moins diversifiés que les précédents dans notre analyse.

CONCLUSION

Que l'on utilise diverses analyses de groupement (Fig. 1 et 2) ou de cladistique (résultats non publiés), nous constatons que plusieurs groupes d'UTO sont constants. Les analyses de groupement font ressortir des groupes d'UTO qui, soit pour leur continent, soit pour leur type de nervation ou même parfois pour leur section, sont homogènes (Fig. 1 et 2). Une partie des caractères, qui sont à la base de ces groupes, concorde entre les dendrogrammes. Ainsi les groupes 3 et K, comprenant les UTO de la section *Tetraphila*, se définissent par des caractères uniques. Il s'agit des trichomes lépido-étoilés observés seulement chez ces UTO africaines. Les sécrétions sphériques, la nervation pennée et la position superficielle des poils glandulaires courts forment les autres caractères sous-jacents à ce groupe. De plus, ces ensembles de caractères discriminants sont formés, dans la plupart des cas, de caractères associés entre eux (Tableau 2). Il y a donc concordance entre les résultats obtenus par les différentes analyses utilisées dans cette étude.

Notons encore que l'assise de cellules chlorophylliennes réunit deux des UTO (*B. salicifolia, B. undulata*) de la section *Gaerdtia* et que les cellules aquifères à paroi secondaire réticulée s'observent chez les *B. yunnannensis* et *B. handelii* appartenant à des sections asiatiques différentes (CUERRIER et al., résultats non-publiés). Mentionnons le caractère « sclérite pénétrant les émergences » rencontré chez deux des UTO de la section *Weilbachia* et chez le *B. nelumbiifolia* de la section *Gireoudia*. Ce sont toutes deux des sections américaines. La présence d'hydathodes limbaires se remarque chez les UTO pour la plupart d'origine américaine. Mais il apparaît aussi chez le *B. masoniana* d'origine asiatique. S'agit-il de convergence ? Quant aux trichomes roux, ils sont présents uniquement chez des UTO américaines à nervation pennée. Le type d'attachement de ces trichomes sur l'épiderme et la ressemblance de ceux-ci avec les trichomes lépido-étoilés et les trichomes ramifiés donnent à penser qu'une base génétique pourrait leur être commune. Pour confirmer cette supposition, une étude ontogénique serait nécessaire.

Si certains caractères ont besoin d'être réanalysés, d'autres demandent simplement un codage différent. En tout premier lieu, certaines familles de caractères tels que les papilles, l'ornementation, le contour des cellules de l'épiderme et les différents types de cristal offrent une information redondante pour la taxonomie. Il serait plus juste de ne coder qu'une seule fois la présence de ces caractères chez les UTO étudiées et non, par exemple, de coder les papilles à trois endroits différents du limbe. A l'inverse, certains caractères gagneraient à être codés plus

finement. Les poils glandulaires longs, que nous avons codés pour leur présence seulement, se distinguent par deux types de tête (hémisphérique et tronquée avec cellules en rosette). On pourrait les coder en autant d'états de caractères. D'autre part, nous avons codé les caractères suivants en trois états : nombre d'assises de l'hypoderme, nombre de stomates par plage, nombre de cellules annexes. Il n'est pas impossible que les limites assignées aux trois états soient fautives et qu'une analyse à partir d'un plus grand nombre d'UTO vienne augmenter le nombre d'états.

L'absence d'une information précise concernant l'habitat des UTO étudiées ne nous permet pas de vérifier la valeur de certaines associations de caractères. Plusieurs caractères du pétiole et/ou de la feuille pourraient avoir une base morpho-fonctionnelle liée au port de la plante, qui est variable chez les *Begoniaceae*. Mais des caractères adaptatifs ne sont pas pour autant dépourvus d'information taxonomique. CARR et al. (1971), STACE (1984) et BARTHLOTT (1981) indiquent que les conditions de l'environnement affectent peu les caractères de l'épiderme et qu'un contrôle génétique sévère les sous-tend.

L'étude de CUERRIER et al. (1990), utilisant les tests de Mantel et de Smouse, Long et Sokal sur des données foliaires, supporte le rapprochement des sections par continent d'origine établi par DE CANDOLLE (1864), puis par IRMSCHER (1925). De plus, ces auteurs concluent que la nervation pennée semble polyphylétique, malgré la relation existant entre certaines sections et la nervation, et que les sections d'un même continent sont plus proches entre elles qu'elles ne le sont avec celles des autres continents. Et, de fait, sur les dendrogrammes les UTO d'un même continent ont tendance à être groupées ensemble. Toutefois, les UTO d'une même section forment rarement des groupes, à l'exception de la section *Tetraphila*. Les sections américaines *Begonia, Gireoudia* et *Pritzelia*, entre autres, nous semblent artificielles. Mais il importe, avant tout, de miser sur une étude qui comprendrait un échantillonnage plus complet du nombre de sections et de leur nombre d'espèces ainsi que sur des caractères fiables comportant une analyse a priori de caractères telle que suggérée par NEFF (1986) et BRYANT (1989).

REMERCIEMENTS : Les auteurs remercient le professeur Pierre LEGENDRE, M. Martin JEAN et Mme Isabelle SAUCIER pour leur aide en statistique et M. Trefflé COURCHESNE pour l'entretien de la collection des *Begoniaceae*. Ce travail a bénéficié d'un octroi (EQ-2334) du fonds FCAR de la province de Québec.

BIBLIOGRAPHIE

ABBOTT, L. A., BISBY, F. A. & ROGERS, D. J., 1985. — *Taxonomic Analysis in Biology*. Columbia Univ. Press, New York, 336 p.

ALVIN, K. L., 1987. — Leaf anatomy of *Androstachys johnsonii* Prain and its functional significance. *Ann. Bot.* 59 : 579-591.

BAAS, P., 1975. — Vegetative anatomy and the affinities of *Aquifoliaceae, Sphenostemon, Phelline*, and *Oncotheca*. *Blumea* 22 : 311-407.

BARABÉ, D., 1982. — Le critère de comparaison hors-groupe et son application à la systématique des angiospermes : cas des Hamamélidales. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 295 : 755-758.

BARABÉ, D., BERGERON, Y. & VINCENT, G., 1987. — La répartition des caractères dans la classification des *Hamamelididae* (*Angiospermae*). *Canad. J. Bot.* 65 : 1756-1767.

BARTHLOTT, W., 1981. — Epidermal and seed surface characters of plants : systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot.* 1 : 345-355.

BOGHDAN, K. S. & BARKLEY, F. A., 1972. — Stomatal patterns in the genus *Begonia*. *Phytologia* 23 : 327-333.

BONE, R. A., LEE, D. W. & NORMAN, J. M., 1985. — Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. *Applied Optics* 24 : 1408-1412.

BONGERS, J. M., 1973. — Epidermal leaf characters of the *Winteraceae*. *Blumea* 21 : 381-411.

BRYANT, H. N., 1989. — An evaluation of cladistic and character analysis as hypothetico-deductive procedures, and the consequences for character weighting. *Syst. Zool.* 38 : 214-227.

CAIN, A. J., 1982. — On homology and convergence. *In* : JOYSEY, K. A. & FRIDAY, A. E., éd., *Problems of Phylogenetic Reconstruction.* Academic Press, London : 1-19.

CANDOLLE, A. DE, 1859. — Mémoire sur la famille des Bégoniacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 4, vol. 11 : 93-149.

CANDOLLE, A. DE, 1864. — *Prodomus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* (*Begoniaceae*). Pars 15, sectio 1 : 266-408. Victoris Masson et fils, Paris.

CARR, S. G. M., MILKOVITS, L. & CARR, D. J., 1971. — Eucalypt phytoglyphs : the microanatomical features of the epidermis in relation to taxonomy. *Austral. J. Bot.* 19 : 173-190.

CUERRIER, A., BROUILLET, L. & BARABÉ, D., 1990. — Numerical taxonomic study of the *Begoniaceae* using the Mantel test on leaf microcharacters. *Taxon* 39 : 549-560.

CUERRIER, A., BROUILLET, L. & BARABÉ, D., 1990 (publ. 1991). — Micromorphologie foliaire des *Begoniaceae*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 12, sect. B, *Adansonia*, nos 3-4 : 297-335.

DE QUEIROZ, K., 1985. — The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Syst. Zool.* 34 : 280-299.

DONOGHUE, M. J., 1989. — Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. *Evolution* 43 : 1137-1156.

FAITH, D.P., 1989. — Homoplasy as pattern : multivariate analysis of morphological convergence in Anseriformes. *Cladistics* 5 : 235-258.

FRANCESCHI, V. R. & HORNER, H. T., 1980. — Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rev.* 46 : 361-427.

GIVNISH, T. J., 1984. — Leaf and canopy adaptations in tropical forests. *In* : MEDINA, E., MOONEY, H. A. & VASQUEZ-YANES, C., éd., *Physiological Ecology of Plants of Wet Tropic.* W. Junk, The Hague : 51-84.

GOLDMAN, N., 1988. — Methods for discrete coding of morphological characters for numerical analysis. *Cladistics* 4 : 59-71.

GOWER, J. C. & LEGENDRE, P., 1986. — Metric and euclidean properties of dissimilarity coefficients. *J. Classification* 3 : 5-48.

HILL, M. O., 1979. — *TWINSPAN — A FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes.* Cornell University, Ithaca.

HOOVER, W. S., 1986. — Stomata and stomatal clusters in *Begonia* : ecological response in two mexican species. *Biotropica* 18 : 16-21.

JEAN, M. & BOUCHARD, A., 1987. — La végétation de deux tourbières de la municipalité régionale de comté du Haut-St-Laurent (Québec). *Canad. J. Bot.* 65 : 1969-1988.

LEE, D. W., 1977. — On iridescent plants. *Gardens' Bulletin* XXX : 21-29.

LEE, D. W. & GRAHAM, R., 1986. — Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. *Amer. J. Bot.* 73 : 1100-1108.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1983. — Partitioning ordered variables into discrete states for discriminant analysis of ecological classifications. *Canad. J. Zool.* 61 : 1002-1010.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1984. — *Ecologie Numérique. Tome 1. Le Traitement Multiple des Données Ecologiques. Tome 2. La Structure des Données Ecologiques.* Masson & Presses de l'Université du Québec, Paris & Québec, 260 p., 335 p.

LEGENDRE, P., 1985. — *The R Package for Multivariate Data Analysis.* Mimeographed, Univ. de Montréal, Montréal, 44 p.

MADDISON, W., 1989. — Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics* 5 : 365-377.

MADDISON, W. P., DONOGHUE, M. J. & MADDISON, D. R., 1984. — Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33 : 83-103.

MEILLEUR, A., 1986. — *Etude des Communautés Végétales du Secteur Cazaville de la MRC du Haut-St-Laurent, Québec.* Mémoire de maîtrise, Univ. de Montréal, Montréal, 115 p.

NEFF, N. A., 1986. — A rational basis for a priori character weighting. *Syst. Zool.* 35 : 110-123.

O'GRADY, R. T. & DEETS, G. B., 1987. — Coding multistate characters, with special reference to the use of parasites as characters of their hosts. *Syst. Zool.* 36 : 268-279.

O'GRADY, R. T., DEETS, G. B. & BENZ, G. W., 1989. — Additional observations on nonredundant linear coding of multistate characters. *Syst. Zool.* 38 : 54-57.

PATTERSON, C., 1982. — Morphological characters and homology. *In* : JOYSEY, K. A. & FRIDAY, A. E., éd., *Problems of Phylogenetic Reconstruction.* Academic Press, London : 21-74.

PIMENTEL, R. A. & RIGGINS, R., 1987. — The nature of cladistic data. *Cladistics* 3 : 201-209.

SATTLER, R., 1984. — Homology — A continuing challenge. *Syst. Bot.* 9 : 382-394.

STACE, C. A., 1965. — Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*) *Bot.* 4 : 1-78.

STACE, C. A., 1984. — The taxonomic importance of the leaf surface. *In* : HEYWOOD, V. H. & MOORE, D. M., éd., *Current Concepts in Plant Taxonomy.* Academic Press, London : 67-94.

STEVENS, P. F., 1980. — Evolutionary polarity of character states. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11 : 333-358.

STEVENS, P. F., 1984. — Homology and phylogeny : morphology and systematics. *Syst. Bot.* 9 : 395-409.

THORPE, R. S., 1984. — Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks. *Evolution* 38 : 244-255.

TOMLINSON, P. B., 1984*a*. — Homology in modular organism — Concepts and consequences. Introduction. *Syst. Bot.* 9 : 373.

TOMLINSON, P. B., 1984*b*. — Homology : an empirical view. *Syst. Bot.* 9 : 374-381.

WAGNER, G. P., 1989. — The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution* 43 : 1157-1171.

WATROUS, L. E. & WHEELER, Q. D., 1981. — The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30 : 1-11.

WHEELER, Q. D., 1986. — Character weighting and cladistic analysis. *Syst. Zool.* 35 : 102-109.

Achevé d'imprimer le 22 mars 1991.

Le Bulletin du 2^{e} trimestre de l'année 1990 a été diffusé le 24 novembre 1990.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 003 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

T. 32. Friedberg, C. — Le savoir botanique des Bunaq : percevoir et classer dans le Haut Lamaknen (Timor, Indonésie). 1990, 304 p., 61 fig., 20 tabl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

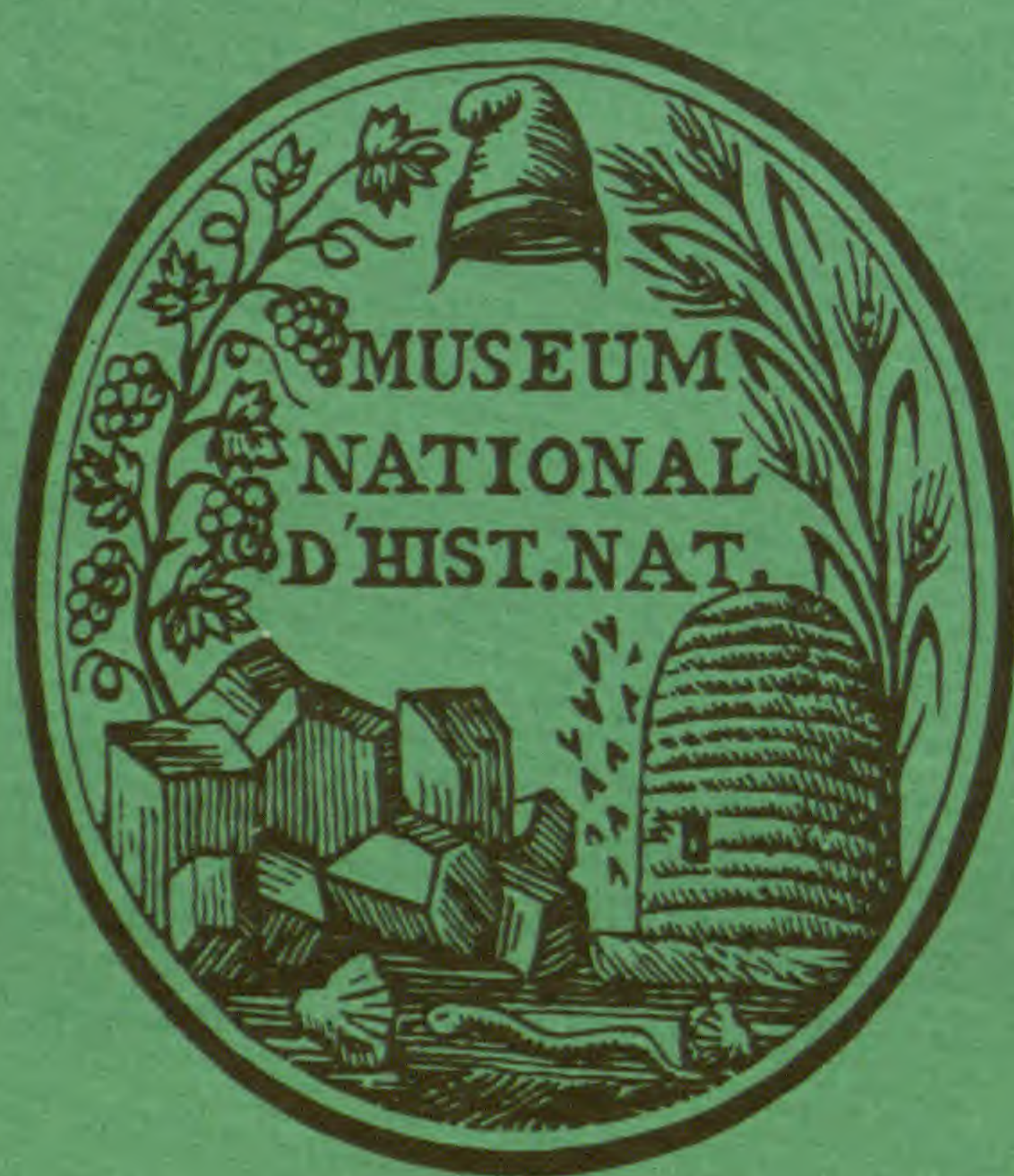
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 93 vol. parus.
- Flore du Gabon, 31 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 17 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.